ISSN 0181-0642

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

sciences de la terre

paléontologie

géologie

minéralogie

4e SERIE T. 8 1986 N° 3

Juillet-Septembre 1986

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. Brygoo

Section C : SCIENCES DE LA TERRE

Directeur : L. Ginsburg.
Rédactrice : P. Dupérier.
Comité scientifique : J. Aubouin (Paris), R. G. C. Bathurst (Liverpool), W. H. Berger (La Jolla), Y. Coppens (Paris), B. Cox (Londres), D. S. Cronan (Londres), J. Fabriès (Paris), H. de Lumley (Paris), W. R. Riedel (La Jolla).
Un Comité de rédaction examine tous les manuscrits reçus et nomme des rapporteurs.

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43-31-71-24 ; 43-31-95-60.
— pour les **abonnements et achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43-31-71-24 ; 43-31-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.
— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 45-87-19-17.

Abonnements pour l'année 1986 (Prix h.t.)

Abonnement général : 1320 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 820 F.
Section B : Botanique, *Adansonia* : 380 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 260 F

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1405 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Section C : SCIENCES DE LA TERRE

The Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, *appears quaterly. It accepts articles in French, English, German, Spanish. Section C of the Bulletin publishes scientific articles concerning all disciplines in Earth Sciences including Surface and Subsurface Geology, Tectonics, Mineralogy, Sedimentology, Geochemistry, Palaeontology and Palaeobotany. The Bulletin accepts descriptive and theoretical articles concerning material housed in the National Museum of Natural History, or articles regarding international research programmes with which the National Museum is associated.*

On receipt, manuscripts are submitted to a committee of referees.

Instructions to authors for the preparation of manuscripts are printed on the cover of each issue. 50 free reprints per article are supplied to authors. Additional copies may be purchased.

Orders for single issues or for long term subscriptions should be addressed to :

Service de vente des Publications du Muséum
38, rue Geoffroy Saint-Hilaire
75005 PARIS (France)

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Section C : SCIENCES DE LA TERRE

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* est trimestriel. Il publie des articles en français et, éventuellement, en anglais, allemand, espagnol. La Section C concerne toutes les disciplines des Sciences de la Terre : géologie, tectonique, minéralogie, sédimentologie, géochimie, paléontologie et paléobotanique. La revue accepte des articles descriptifs ou théoriques reposant sur des spécimens déposés au Muséum national d'Histoire naturelle ou relatifs à des programmes de recherche internationaux dans lesquels le Muséum est intégré.

Tous les manuscrits reçus sont soumis à un Comité de rédaction.

Les auteurs doivent préparer leurs manuscrits selon les recommandations figurant sur la couverture de chaque fascicule. Des tirés à part gratuits (50 par article) sont offerts aux auteurs.

Abonnement annuel :

FRANCE : 270,40 F ÉTRANGER : 260 F

Mode de paiement :

Virement postal (C.C.P. Paris 9062-62 Y) ou chèque bancaire à l'ordre de : Bibliothèque Centrale du Muséum national d'Histoire naturelle

à adresser à : Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris. Ce service assure également la vente au numéro des années antérieures.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **8**, 1986, section C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie), n° 3

SOMMAIRE — *CONTENTS*

P. TAUGOURDEAU. — Approche quantitative de populations de Dinoflagellés de l'Éocène de la région de Meaux (France) 287

Essay of absolute frequencies of Eocene Dinoflagellates in Meaux region (France).

C. BRIMAUD et D. VACHARD. — Les Spongiaires siliceux du Tortonien des Bétiques (Miocène de l'Espagne du Sud) : espèces nouvelles ou peu connues. I. Choristides et Lithistides 293

Tortonian siliceous Sponges from Betics (Southern Spain Miocene) : new and little known species. I. Choristida and Lithistida.

A. NEL et J. NEL. — A propos de deux Lépidoptères fossiles du Stampien d'Aix-en-Provence (Lepidoptera, Hesperiidae et Nymphalidae Satyrinae) 343

About two fossil Lepidoptera from the Stampian of Aix-en-Provence (Lepidoptera, Hesperiidae and Nymphalidae Satyrinae).

H. LELIÈVRE et P. JANVIER. — L'Eusthénoptéridé (Osteichthyes, Sarcopterygii) du Famennien (Dévonien supérieur) du Tafilalt (Maroc) : nouvelle description 351

The eusthenopterid (Osteichthyes, Sarcopterygii) from the Famennian (Upper Devonian) of Tafilalt (Morocco) : new description.

D. VÉZINA. — Les plaques gnathales de *Plourdosteus canadensis* (Placodermi, Arthrodira) du Dévonien supérieur du Québec (Canada) : remarques sur la croissance dentaire et la mécanique masticatrice 367

The gnathal plates of Plourdosteus canadensis *(Placodermi, Arthrodira) from the Upper Devonian of Quebec (Canada) : remarks on dentary growth and analysis of the jaws movements.*

M. GAYET. — About ostariophysan fishes : a reply to S. V. Fink, P. H. Greenwood and W. L. Fink's criticisms 393

A propos des poissons Ostariophysaires : réponse aux critiques de S. V. Fink, P. H. Greenwood et W. L. Fink.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **8**, 1986,
section C, n° 3 : 287-291.

Approche quantitative de populations de Dinoflagellés de l'Éocène de la région de Meaux (France)

par Philippe TAUGOURDEAU

Résumé. — Tentative de reconstitution quantitative de populations de Dinoflagellés de l'Éocène du Bassin de Paris. Partant d'une moyenne de 583 kystes fossiles par gramme de sédiment, on aboutit à des populations de 1 500 000 cellules végétatives par mètre cube d'eau ; comparaisons avec l'actuel.

Abstract. — Essay of absolute frequencies of Eocene Dinoflagellates in Paris basin. With 583 fossilised cysts by gram of sediment we obtained living population of 1 500 000 vegetative cells by water cubic metre.

Ph. TAUGOURDEAU, *Laboratoire de Micropaléontologie de l'ÉPHÉ, MNHN, Institut de Paléontologie, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*

Dans le cadre des estimations quantitatives des populations de microfossiles nous présentons un essai sur les Dinoflagellés contenus dans les « cuttings » de deux sondages (MB 2-MC 2, PETROREP) implantés aux environs de Meaux et ayant traversé la base de l'Oligocène, l'Éocène et une partie du Crétacé supérieur. Les matériaux étant insuffisants pour le Crétacé et l'Oligocène, seul l'Éocène sera étudié. L'étude systématique et stratigraphique ainsi que les comptages ont été effectués et publiés par ailleurs (B. de JEKHOWSKY et C. P. VARMA, 1959). Les fossiles dénommés Hystrichosphères dans le travail original sont, en fait, après révision, à classer dans les Dinoflagellés. Au point de vue paléogéographique, et bien qu'il soit difficile d'additionner des périodes s'étant succédées sur un laps de temps, nous pouvons dire que nous nous trouvons toujours dans une zone côtière (5 à 25 km du littoral), dans des formations marines et parfois sub-lagunaires, avec des épaisseurs d'eau toujours faibles. D'après POMEROL (1973), la région des Caraïbes serait ce qui correspond le mieux à cet Éocène dans la nature actuelle. Nos précédentes notes (Ph. TAUGOURDEAU, 1983, 1984) ayant porté sur des associations d'âge paléozoïque, nous avons pour la première fois l'occasion de tester la méthode sur du matériel moins ancien et sur des flores plus voisines de celles peuplant les mers actuelles. On peut espérer de ce fait une interprétation biologique moins hasardeuse.

Ce travail n'est pas destiné à permettre de suivre l'évolution du nombre des Dinoflagellés dans les diverses zones de l'Éocène, l'échantillonnage n'étant pas assez abondant ; il vise simplement à tenter une estimation globale, à permettre des comparaisons avec les données de l'océanographie biologique actuelle et à voir si les résultats obtenus sont plausibles. Il est bien évident, la méthode semblant valable, que de nombreuses études ponctuelles comme

celle-ci seront nécessaires avant que nous puissions suivre dans le détail l'évolution quantitative des Dinoflagellés.

On voudra bien excuser un certain nombre de redites concernant les processus opératoires. Ils ont déjà été exposés dans des travaux consacrés à des groupes systématiques différents, et nous pensons que les spécialistes de Dinoflagellés n'ont pas eu l'occasion d'en prendre connaissance.

Partant des données de l'observation, nous avons une richesse moyenne de 583 kystes fossilisés par gramme de sédiment, moyenne obtenue à partir de 42 échantillons, tous faciès confondus. Précisons que ces derniers peuvent se résumer en des alternances plus ou moins argileuses et calcaires et que le pourcentage d'échantillons fossilifères semble indépendant du faciès. L'influence de celui-ci est difficile à estimer car il a pu jouer sur le coefficient de fossilisation, sur le taux de sédimentation ou n'être que le reflet du milieu de vie des organismes.

Les 583 kystes au gramme correspondent, avec une densité moyenne des roches de 2,5, à 1 457 500 000 de fossiles par mètre cube, chiffre mettant en valeur l'importance des microorganismes. Nous savons d'autre part, par les données de la littérature, que la durée de l'Éocène peut s'estimer à 18 millions d'années, l'épaisseur moyenne des sédiments correspondants s'évaluant à 170 m (dans nos sondages la sédimentation n'a porté que sur environ 150 m). Le temps de sédimentation est donc de 105 000 années par mètre. Il s'est donc fossilisé par an et sur une surface de 1 m^2 du fond 1 457 500 000 : 105 000 = 13 880 kystes. Cette donnée, bien qu'approchée, est la plus importante de toutes celles que nous obtiendrons et va servir de base à tous nos raisonnements. Les comparaisons entre populations fossiles pourront toujours ultérieurement se faire par cet intermédiaire tant au point de vue absolu que relatif.

Deux remarques générales peuvent être émises à ce propos : 1) il s'agit toujours de données approximatives et même plutôt d'ordres de grandeur ; 2) les opérations successives feront apparaître des nombres faussement précis, voire des décimales, sans signification réelle et qui sont conservés uniquement pour ne pas à chaque stade introduire, par des arrondis, des corrections arbitraires supplémentaires.

Les 13 880 kystes représentent le dépôt d'une année et proviennent de la colonne d'eau surmontant 1 m^2 de la surface du fond supposé horizontal alors que nous cherchons le nombre d'individus ayant vécu en même temps dans un volume donné d'eau. La littérature (Pérès et Devèze, 1963) nous montre que le renouvellement du phytoplancton s'effectue en moyenne sur la base de 250 générations par an. Nous prendrons donc 13 880 : 250 = 55,52 comme représentant les restes des organismes ayant vécu en même temps dans la colonne d'eau. La hauteur de cette colonne était variable et ne nous est pas exactement connue, mais nous savons que s'agissant de mers épicontinentales elle était forcément assez faible et que de toute façon, s'agissant de phytoplancton, 95 % des organismes étaient répartis dans une couche de 80 m d'épaisseur. Nous retiendrons cette valeur et considérerons qu'en divisant par 80 le chiffre obtenu plus haut nous aurons une estimation moyenne de la population au mètre cube, soit 55,52 : 80 = 0,694. Cette estimation concerne les organismes ayant atteint le fond, or nous savons qu'environ 90 % du phytoplancton est détruit immédiatement par attaque bactérienne, ingestion par des organismes prédateurs ou par d'autres causes et n'arrive pas au fond ; nous aurons donc 0,694 × 10 = 6,94. Ce nombre est ensuite

à affecter d'un coefficient de fossilisation cherchant à déterminer le pourcentage de spécimens tombés au fond qui subsiste après une plus ou moins longue période.

Cette donnée fondamentale et difficile à estimer est différente semble-t-il suivant la nature du tégument des organismes et les conditions de la diagenèse. Nous avons provisoirement, faute de coefficient directement lié aux Dinoflagellés, repris la valeur fournie par les scolécodontes grâce à leur évolution particulière (TAUGOURDEAU, 1983), valeur probablement faible, les Dinoflagellés étant plus fragiles que les scolécodontes. Ce coefficient de 1 832 donne 6,94 × 1 832 = 12 714,08 comme évaluation du nombre de kystes au mètre cube d'eau. Toutes ces opérations ont porté sur les kystes puisque seuls ceux-ci se fossilisent ; les cellules végétatives, de nature cellulosique, ne se conservent pratiquement pas. Il nous faut donc utiliser un coefficient kyste/cellule que nous estimerons d'après les données actuelles (TAUGOURDEAU, 1984, et à paraître) à environ 120. Ce qui nous donne comme restitution finale du nombre de cellules végétatives au mètre cube d'eau de mer 12 714,08 × 120 = 1 525 689,6.

Il nous faut maintenant comparer ces résultats, obtenus sur les flores fossiles, avec les données du plancton actuel, dans le double but de chercher à voir si nos résultats sont vraisemblables et, cela étant, de voir les caractères propres aux populations de l'Éocène. Concernant les kystes, nous avons un ensemble de valeurs sur le nombre au gramme dans les sédiments actuels de l'océan Atlantique (WILLIAMS, 1971). Nous tirons de ce travail une moyenne qui est de 1 000 au gramme et qui se trouve confortée par d'autres travaux (MULLER, 1959 ; WALL, 1971) et une moyenne particulière de la région caraïbe qui, comme nous l'avons dit, est comparable à notre Éocène, cette moyenne étant de 100. Nous devons avant de pouvoir l'utiliser faire subir à cette donnée certains traitements similaires à ceux que nous avons appliqués aux matériaux fossiles car nous avons des fréquences au gramme et nous cherchons une valeur par unité de temps et de volume.

La première estimation concernera le taux de sédimentation. CAILLEUX (1969) nous présente un tableau synthétique d'où il ressort que pour l'ensemble de l'Atlantique, avec des faciès divers, nous avons une fourchette allant de 2 à 100 mm par millénaire, ce qui représente par an et sur une surface de 1 m^2 un volume de 2 à 100 cm^3. La densité du sédiment étant voisine de 2, le poids sédimenté annuellement est de 4 à 200 g. Nos 100 kystes/gramme nous donnent donc pour la région caraïbe un nombre moyen de 10 200, ce qui est tout à fait comparable aux 13 880 de notre restitution.

La comparaison ci-dessus ne fait pas intervenir de coefficient de fossilisation et confirme un fait déjà connu, à savoir que la fossilisation est un phénomène rapide et que c'est quasi immédiatement que la plus grande part des organismes disparaissent si les conditions ne sont pas favorables et qu'ensuite il semble y avoir peu de changement avec le temps sauf en cas de remaniement de terrain, événement tectonique ou diagénétique important. Le fait que le taux de fossilisation ne soit pas directement proportionnel au temps justifie en partie que nous ayons été amenés à utiliser une même valeur pour des terrains d'âge différent.

Une autre comparaison peut être faite entre les indications de SARJEANT (1970) qui donne comme indication du nombre de kystes par mètre cube d'eau une fourchette allant de 5 000 à 30 000 et notre restitution fossile de 12 714 qui est comparable à la moyenne (17 500).

Concernant non plus les kystes mais les cellules végétatives et leurs populations actuel-

les, les données sont, pour une latitude de 20°, 1 150 000 pour le phytoplancton dont environ 40 % de Dinoflagellés soit 460 000, et pour l'ensemble des eaux tropicales 4 445 000 soit 1 778 000 de Dinoflagellés (LHOMANN, 1920) ; pour les seuls Dinoflagellés de la Méditerranée 2 287 000 (HALIM, 1960). Notre valeur restituée pour l'Éocène, 1 525 689, est du même ordre de grandeur et tombe bien dans la fourchette.

TABLEAU. — Populations de Dinoflagellés (données comparées).

	Éocène	Actuel
Nombre de kystes au gramme de sédiment	580	100 (*fide* WILLIAMS, Caraïbes)
Nombre de kystes au m^3 de sédiment	1 450 000 000	
Nombre de kystes déposés ou fossilisés au m^3/an	13 880	10 200 (WILLIAMS)
Nombre de kystes au m^3 d'eau	12 700	30 000 17 500 (moyenne) 5 000 (*fide* SARJEANT)
Nombre de cellules végétatives au m^3 d'eau de mer	1 525 000	2 287 000 (HALIM) 1 778 000 460 000 (LHOMANN)

En conclusion à cette première étude sur les Dinoflagellés et à l'examen du tableau, nous pouvons faire les remarques suivantes :

Les données concernant les populations fossiles restituées de l'Éocène concordent bien avec celles de l'océanologie et de la planctonologie actuelle, l'ordre de grandeur est bien le même et la méthode peut sembler licite.

Les flores du Tertiaire ne semblent pas avoir été significativement différentes des flores actuelles au point de vue quantitatif, dans des biotopes voisins. Cette remarque est plus intéressante qu'il ne peut sembler à première vue. La courbe d'évolution du groupe des Dinoflagellés par nombre d'espèces à chaque étage (TAPPAN, 1980), seule donnée que nous possédions antérieurement, montrait une diminution continue du groupe depuis le Jurassique, ce qui ne semble pas se répercuter sur l'effectif des populations et confirme le fait que la richesse en individus n'est pas liée à la richesse en espèces. Nos restitutions donnent pour les flores tertiaires des nombres systématiques plus faibles que ceux des flores actuelles mais la méthode n'est pas assez précise pour que cette différence puisse être considérée comme actuellement significative.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CAILLEUX, A., 1969. — La science de la terre. Paris, Bordas, 1 vol : 797 p.

HALIM, Y., 1960. — Étude quantitative et qualitative du cycle écologique des Dinoflagellés dans les eaux de Villefranche. *Annls Inst. océanogr. Monaco,* **38** (2) : 124-130.

JEKHOWSKY, B. de, et C. P. VARMA, 1959. — Essai de corrélation d'après cuttings par voie palynologique simplifiée dans le Tertiaire de MB. 2 et MC. 2. *Revue Inst. fr. Pétrole,* **14** (6) : 827-838.

LHOMANN, H., 1920. — Die Bevölkerung des Ozeans mit Plankton nach den Ergebnissen der Zantrifugenfänge während der Ausreise der Deutschland. *Arch. Biontol.,* **4** : 1-617.

MULLER, J., 1959. — Palynology of Recent Orinoco delta and shelf sediments. *Micropaleontology,* **5** : 1-32.

PÉRÈS, J. M., et L. DEVÈZE, 1963. — Océanographie biologique et biologie marine. Paris, PUF, 2 vol. : 27 et 838 p.

POMEROL, C., 1973. — Stratigraphie et paléogéographie, Ère Cénozoïque. Paris, Doin, 1 vol. : 268 p.

SARJEANT, W. A. S., 1970. — Recent developments in the application of fossilised planktonic organisms to problems of stratigraphy and palaeoecology. *Paläobot.,* **3** (3-4) : 669-682.

TAPPAN, H., 1980. — The paleobiology of plant protists. San Francisco, Freeman, 1 vol. : 1028 p.

TAUGOURDEAU, Ph., 1983. — La place des Scolécodontes dispersés (Annélides) dans le peuplement des mers au Paléozoïque. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris,* 4e sér., **5**, sect. C, (2) : 205-212.

— 1984. — Tentative d'évaluation quantitative de populations de microfossiles du Paléozoïque saharien. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris,* sér. II, **299** (20) : 1429-1432.

— 1984. — Approche quantitative de peuplements de Chitinozoaires. *Rev. Palaeobot. Palynol.,* **43** : 179-186.

— 1985. — Évolution quantitative de peuplements d'Acritarches au Paléozoïque. *In* : Livre jubilaire en hommage à E. Boureau. *Bull. CTHS,* section Sciences, **8** : 93-99.

— *A paraître.* — A quelles populations correspondent les associations de Dinokystes, de Scolécodontes dispersés, de Coccolithes et d'Ostracodes. Colloque Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

WALL, D., 1971. — The lateral and vertical distribution of Dinoflagellates in Quaternary sediments. The micropalaeontology of oceans. Cambridge university press, 1 vol. : 399-405.

WILLIAMS, J. B., 1971. — The occurrence of Dinoflagellates in marine sediments. The micropalaeontology of oceans. Cambridge university press, 1 vol. : 231-243.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **8**, 1986,
section C, n° 3 : 293-341.

Les Spongiaires siliceux du Tortonien des Bétiques (Miocène de l'Espagne du Sud) : espèces nouvelles ou peu connues I. Choristides et Lithistides

par Claudine BRIMAUD et Daniel VACHARD

Résumé. — Le Tortonien d'Espagne du Sud renferme de nombreux gisements à Spongiaires siliceux : Pliego, Almeria, Sorbas, Tercia, Mazarron et Ulea. Les Lithistides et les Hexactinellides sont bien représentées ; on trouve aussi de rares Choristides. Les Lithistides révèlent surtout des Rhizomorines, mais présentent aussi quelques Tétracladines, Dicranocladines et Mégamorines. Trois genres sont créés : *Pliegatella, Plioboliopsis, Cucumaltina* ; et neuf espèces : *Geodia avicula* n. sp., *Discodermia polytylostoma* n. sp., *Pliegatella genovefae* n. gen. n. sp., *Trachydictya pomeli* n. sp., *Plioboliopsis hispanica* n. gen. n. sp., *Cnemidiastrum almeriae* n. sp., *Cucumaltina placocephalus* n. gen. n. sp., *Jereopsis fastigiata* n. sp., *Pleroma leviorum* n. sp. Les taxons suivants sont émendés : sous-ordre Dicranocladina ; familles Corallistidae, Acrochordoniidae, Azoricidae, Cnemidiastridae ; genres *Cnemaulax, Trachydictya, Verruculina, Pliobolia, Cnemidiastrum, Jereopsis* ; espèces *Jereopsis inaequalis inaequalis, J. i. clavaeformis, J. i. didyma.*

Abstract. — The Tortonian strata from Southern Spain yield several beds with siliceous Sponges ; in Pliego, Almeria, Sorbas, Tercia, Mazarron and Ulea. Lithistids and Hexactinellids are well represented ; Choristids are relatively rare. Lithistids include principally Rhizomorines, but also a few Tetracladines, Megamorines and Dicranocladines. Three genera are created : *Pliegatella, Plioboliopsis, Cucumaltina* ; and nine species : *Geodia avicula* n. sp., *Discodermia polytylostoma* n. sp., *Pliegatella genovefae* n. gen. n. sp., *Trachydictya pomeli* n. sp., *Plioboliopsis hispanica* n. gen. n. sp., *Cnemidiastrum almeriae* n. sp., *Cucumaltina placocephalus* n. gen. n. sp., *Jereopsis fastigiata* n. sp., *Pleroma leviorum* n. sp. The following taxa are emendated : suborder Dicranocladina ; families Corallistidae, Acrochordoniidae, Azoricidae, Cnemidiastridae ; genera *Cnemaulax, Trachydictya, Verruculina, Pliobolia, Cnemidiastrum, Jereopsis* ; species : *Jereopsis inaequalis inaequalis, J. i. clavaeformis, J. i. didyma.*

Resumen. — El Tortoniano del Sureste de España contiene muchos yacimientos con Esponjas silíceas : Pliego, Almeria, Sorbas, Tercia, Mazarron y Ulea. Litistéidas y Hexactinélidas son bien representadas ; se encuentran también raras Coristidas. Litistéidas revelan sobre todo Rizomorinas, pero muestran además algunas Tetracladinas, Dicranocladinas y Megamorinas. Tres géneros son creados : *Pliegatella, Plioboliopsis, Cucumaltina* ; y nueve especies : *Geodia avicula* n. sp., *Discodermia polytylostoma* n. sp., *Pliegatella genovefae* n. gen. n. sp., *Trachydictya pomeli* n. sp., *Plioboliopsis hispanica* n. gen. n. sp., *Cnemidiastrum almeriae* n. sp., *Cucumaltina placocephalus* n. gen. n. sp., *Jereopsis fastigiata* n. sp., *Pleroma leviorum* n. sp. Los taxa siguientes son emendados : subordo Dicranocladina ; familias Corallistidae, Acrochordoniidae, Azoricidae, Cnemidiastridae ; géneros *Cnemaulax, Trachydictya, Verruculina, Pliobolia, Cnemidiastrum, Jereopsis* ; especies : *Jereopsis inaequalis inaequalis, J. i. clavaeformis, J. i. didyma.*

C. BRIMAUD et D. VACHARD, *Institut Géologique Albert de Lapparent (IGAL), 21, rue d'Assas, 75270 Paris cedex 06.*

Introduction

1. **Cadre géologique** (fig. 1)

La spongiofaune étudiée provient de gisements situés dans les Cordillères bétiques (sud-est de l'Espagne), à proximité des villes ou villages de Pliego, Almeria, Sorbas, Mazarron, Tercia et Ulea.

Géologiquement, les Cordillères bétiques se divisent en deux zones structurales : une zone externe au nord ; une zone interne ou bétique au sud (Egeler et Fontboté, 1976).

La zone externe, essentiellement composée de roches sédimentaires d'âge mésozoïque, comporte dans sa région septentrionale un Prébétique autochtone à faciès néritiques ou continentaux, et dans sa région méridionale un Subbétique allochtone pélagique et bathyal.

La zone interne ou bétique présente quatre nappes superposées affectées par des degrés de métamorphisme différents : a) l'ensemble névado-filabride de roches mésométamor-

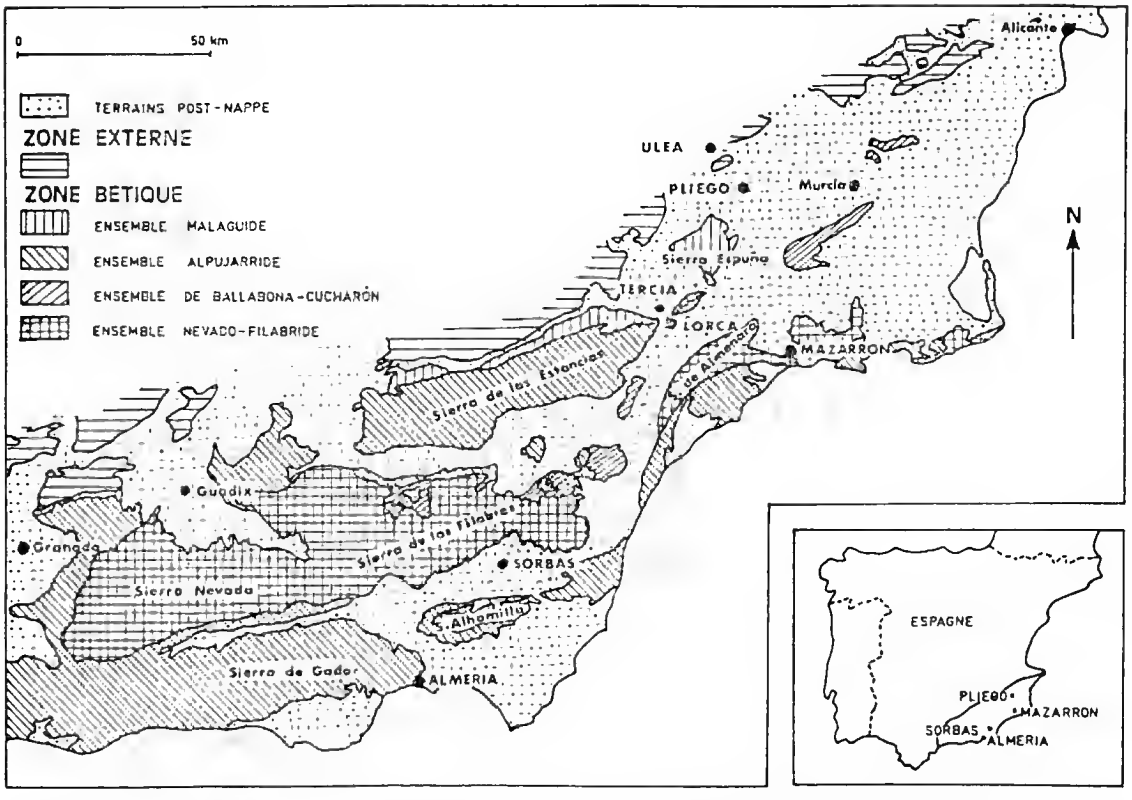


Fig. 1. — Situation géologique générale et emplacement des gisements à Spongiaires (d'après Egeler et Fontboté, 1976, et Brimaud, 1984).

phiques, assez fortement tectonisées, d'âge paléozoïque (et peut-être précambrien) à triasique ; b) l'ensemble Ballabona-Cucharón, peu métamorphique, composé de terrains permo-triasiques, et affleurant surtout dans la partie orientale des Cordillères bétiques ; c) l'ensemble alpujarride, plus ou moins métamorphique, comportant une série sédimentaire d'âge permo-triasique avec peut-être à la base des terrains dévono-carbonifères ; d) l'ensemble malaguide, faiblement ou non métamorphique, présentant des terrains siluriens à permo-triasiques.

Les dépôts qui succèdent à la mise en place de ces nappes, ou « terrains post-nappes », sont d'âge néogène à quaternaire. Ils s'installent dans des dépressions autour des éléments en relief des nappes, c'est-à-dire les sierras actuelles. Les gisements à Spongiaires se situent généralement à proximité de ces sierras : Sierra Espuña pour Pliego ; Sierra Alhamilla pour Almeria et Sorbas, Sierra Almenara pour Mazarron.

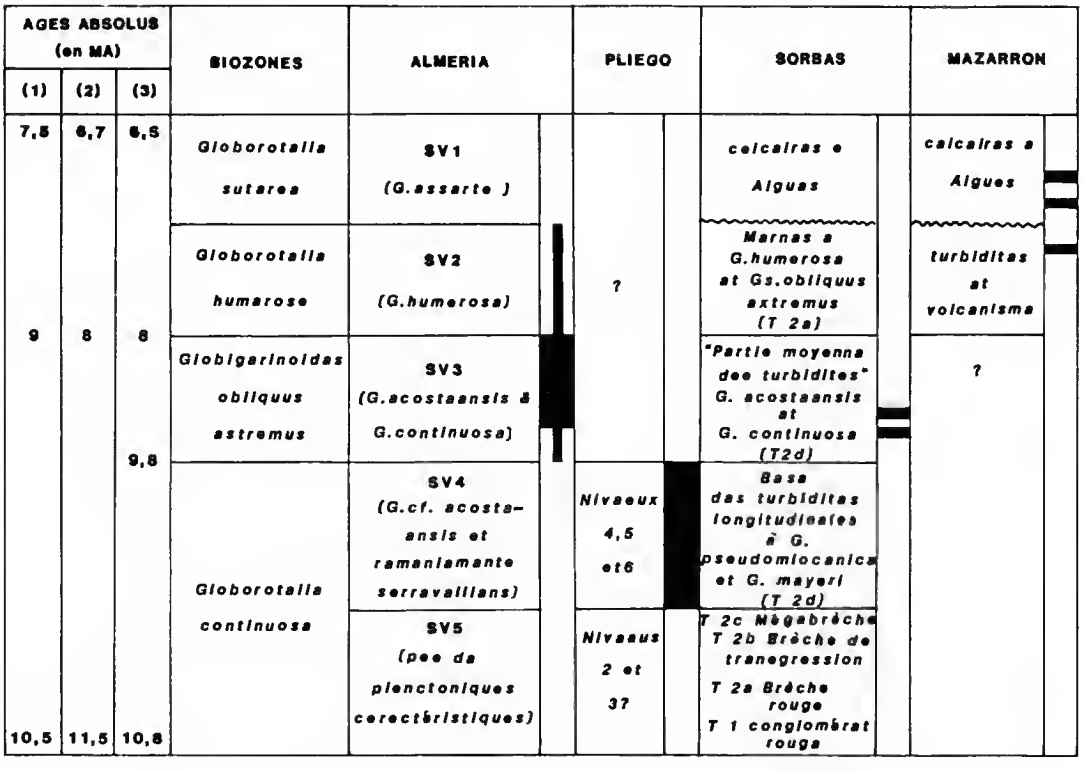


FIG. 2. — Position stratigraphique des Spongiaires des bassins bétiques. La largeur et la longueur de la bande noire indique la place et l'abondance relative des Éponges. Abréviations : (1) SERRANO-LOZANO, 1979 ; (2) VAN HINTE *et al.*, 1980 ; (3) BRIEND, 1981 ; MA : millions d'années ; SV : séquences virtuelles ; G : *Globorotalia* ; Gs : *Globigerinoides* ; T : Tortonien (d'après BRIMAUD, 1984, et VACHARD et BRIMAUD, 1986).

2. **Cadre stratigraphique** (fig. 2)

Tous les Spongiaires sont contenus dans des terrains datés du Tortonien. Ils peuvent être replacés avec précision dans une échelle biostratigraphique issue d'une synthèse des travaux de Bizon et Bizon (1972), Serrano-Lozano (1979), D'Onofrio *et al.* (1975), Colalongo *et al.* (1979). Une classification séquentielle locale est utilisée pour Almeria ; elle se fonde sur cinq séquences virtuelles, SV 1 à 5, définies par Brimaud (1984). Ces cinq séquences correspondent à cinq étapes chronostratigraphiques plus ou moins corrélables avec le Tortonien type.

La base du Tortonien des Bétiques, trop conglomératique, est dépourvue de microfaune. La biozone locale suivante est caractérisée par d'abondants remaniements serravalliens. En contexte compliqué par la tectonique, le Tortonien inférieur d'Espagne et le Serravallien sont donc difficiles à distinguer. Un taxon proche de *Globorotalia acostaensis* permet parfois de faire la distinction.

Après cette période d'isolement, le détroit bétique se réensemence en planctoniques. *Globigerinoides obliquus extremus*, fossile de zone, fait presque partout défaut, mais on peut le remplacer par l'utilisation conjointe de *Globorotalia acostaensis* typiques et de *G. continuosa*. La quatrième biozone, celle de *G. humerosa*, est bien représentée, le plus souvent dans des turbidites classiques. Au sommet du Tortonien, *G. exserta* et *G. suterae*, espèces index, sont présentes dans des turbidites, mais font défaut dans les « calcaires à Algues » datés uniquement par superposition. Le Messinien est presque partout caractérisé par l'apparition de *G. mediterranea*. Cet étage ne paraît contenir aucun gisement notable à squelettes de Spongiaires.

3. **Problèmes généraux posés par les Spongiaires**

Très peu d'études ont été consacrées aux Spongiaires d'Espagne, et elles sont toutes récentes : Ott d'Estevou et G. Termier (1978), G. Termier et H. Termier *in* Ott d'Estevou *et al.* (1981), Brimaud (1984), Brimaud et Vachard (1985).

Les grandes lignes d'une étude systématique ont déjà été fournies par Brimaud (1984).

Étant donné le faible nombre de références bibliographiques sur le Miocène d'Espagne, nous avons aussi considéré les travaux traitant de cette époque en Algérie (Pomel, 1872 ; Zittel, 1878 ; Zeise, 1906 ; Moret, 1924) et en Italie (Mazetti et Manzoni, 1879 ; Manzoni, 1880 ; Malfatti, 1900 ; Di Stefani, 1920). Bon nombre de genres étant communs avec le Crétacé, d'autres comparaisons ont dû être recherchées dans les ouvrages fondamentaux traitant de cette période : Zittel, 1878 ; Schrammen, 1910 ; Moret, 1926 ; Defretin, 1960 ; Lagneau, 1962.

Il a également été nécessaire de consulter une ample littérature intéressant les Spongiaires actuels survivants : Schulze, 1887 ; Sollas, 1888 ; Ijima, 1927 ; Laborel *et al.*, 1961 ; Lévi, 1964 ; Vacelet, 1969 ; Brien *et al.*, 1973 ; Bergquist, 1978 ; Lévi et Lévi, 1983.

Quarante taxons ont été déterminés dans le Tortonien des Bétiques. Nous ne présentons ici que les taxons nouveaux ou ceux qui ont posé des problèmes systématiques particuliers. La liste des taxons identifiés est la suivante :

1. *Geodia avicula* n. sp. ;
2. *Pachastrella* sp. ;
3. *Discodermia polytylostoma* n. sp. ;
4. *Phyllodermia* cf. *houzeti* Termier et Termier, 1981 ;
5. *Pliegatella genovefae* n. gen. n. sp. ;
6. *Procorallistes robusta* Moret, 1924 ;
7. *Cnemaulax* (= *Chonella*) *rugosus* Pomel, 1872 ;
8. *Cnemaulax* (= *Leiochonia*?) cf. *obliquus* Pomel, 1872 ;
9. *Trachydictya pomeli* n. sp. ;
10. *Phlyctia expansa* Pomel, 1872 ;
11. *Phlyctia cupulata* Pomel, 1872 ;
12. *Verruculina ambigua* Pomel, 1872, emend. ;
13. *Plioboliopsis hispanica* n. gen. n. sp. ;
14. *Pliobolia* (= *Coscinostoma*) *vermiculata* Pomel, 1872, emend. ;
15. *Cnemidiastrum almeriae* n. sp. ;
16. *Cucumaltina placocephalus* n. gen. n. sp. ;
17. *Jereopsis inaequalis inaequalis* Pomel, 1872 ;
18. *Jereopsis inaequalis clavaeformis* (Pomel, 1872) ;
19. *Jereopsis inaequalis didyma* (Pomel, 1872) ;
20. *Jereopsis fastigiata* n. sp. ;
21. *Stichophyma ovoidea* (Pomel, 1872) ;
22. *Moretispongia piriformis* (Pomel, 1872) ;
23. *Pleroma leviorum* n. sp. ;
24. *Euplectella* (?) sp. ;
25. *Regadrella vitilis* n. sp. ;
26. *Laocaetis crassipes crassipes* Pomel, 1872 ;
27. *Laocaetis crassipes subcylindrica* Pomel, 1872 ;
28. *Laocaetis crassipes irregularis* Pomel, 1872 ;
29. *Laocaetis crassipes* subsp. 4 ;
30. *Eurete vaceleti* n. sp. ;
31. *Lefroyella montenati* n. sp. ;
32. *Dactylocalyx caperatus* n. sp. ;
33. *Myliusia cancellata* n. sp. ;
34. *Hexactinella calolepis* n. sp. ;
35. *Sclerothamnopsis collina* n. sp. ;
36. *Ramalmerina fischeri* n. gen. n. sp. ;
37. *Aphrocallistes lobata* (Pomel, 1872) emend. ;
38. *Aphrocallistes estevoui* Termier et Termier, 1981 ;
39. *Manzonia aprutina* Giattini, 1909 ;
40. *Manzonia betica* n. sp.

Nous n'avons pas repris l'étude des genres *Laocaetis, Phlyctia, Stichophyma, Moretispongia, Procorallistes, Phyllodermia*, etc., bien décrits par Moret (1924) ou par Ott d'Estevou *et al.* (1981).

Plusieurs problèmes intéressants de priorité se sont posés. Le travail princeps de Pomel (1872), reposant sur une méthode d'analyse non basée sur les spicules, fut négligé par les spécialistes. Ce sont les genres recréés par Zittel (1878), et fondés cette fois sur le réseau spiculaire, qui eurent le plus de succès auprès d'auteurs récents. Moret (1924), en révisant le travail de Pomel, à une époque où les règles de nomenclature zoologique étaient moins strictes qu'aujourd'hui, et peut-être pour d'autres raisons, préféra la nomenclature de Zittel à celle de Pomel, et imposa, jusqu'à nos jours, son point de vue à plusieurs épigones. Il faut pourtant bien faire jouer les règles de priorité. Dans cette publication, nous fixerons de

façon formelle un certain nombre de genres, d'espèces et d'holotypes ; une tâche qui, cent douze ans après le travail de POMEL, n'a encore jamais été accomplie.

Enfin, il convient de préciser que nous avons suivi un ordre systématique voisin de celui adopté par LAGNEAU (1962) ou par BRIEN *et al.* (1973), mais nettement éloigné de celui de LAUBENFELS (1955) qui est sensé faire référence pour les Spongiaires fossiles. La nomenclature des Spongiaires, et notamment celle des spicules, est également empruntée à BRIEN *et al.* (1973). Les signes conventionnels employés dans les listes de synonymie sont habituels et ne nécessitent pas d'amples explications, sauf N.F. qui signifie « non figuré ».

Holotypes et paratypes sont déposés à l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (IPM) sous les numéros indiqués dans le texte. Les paratypoïdes sont conservés dans la collection D. VACHARD à l'IGAL et dans la collection personnelle de C. BRIMAUD.

En dehors de cette étude systématique, nous avons consacré plusieurs travaux à la valeur paléoécologique et biosédimentologique des Spongiaires tortoniens d'Espagne (BRIMAUD, 1984 ; BRIMAUD et VACHARD, 1985 ; VACHARD et BRIMAUD, 1986).

On retiendra de ces études que :

1) presque tous les Spongiaires tortoniens d'Espagne sont des sténobathes épibathyaux ; la majorité d'entre eux coexistent entre 400 et 500 m (BRIMAUD, 1984 : tabl. 22 p. 216) ;

2) les populations de Spongiaires renferment des formes : de substrats durs ou compactés, épilithes et périlithes : *Pliegatella, Jereopsis, Stichophyma, Moretispongia, Pliobolia, Plioboliopsis, Cnemidiastrum, Verruculina, Aphrocallistes* ; de substrats meubles gravellicoles : *Laocaetis, Phlyctia, Jereopsis* ; de substrats meubles vasicoles : *Cnemidiastrum, Cucumaltina* ; de substrats organiques xénomorphes : *Stichophyma ovoidea*, non redécrit ici ;

3) la rhéophilie habituelle des Spongiaires se traduit par différentes accommodations ; on trouve des formes en coupe et des formes en éventail : les premières, surtout représentées par *Laocaetis crassipes crassipes*, témoignent de courants variables ; les secondes traduisent des courants unidirectionnels, *Phlyctia expansa* les illustre ; elles sont connues pour orienter leurs pores inhalants face au courant (BIDDER, 1923 ; MÉLIÈRES *et al.*, 1970).

4) l'envasement excessif, facteur limitant primordial pour les Éponges, est contrecarré par deux taxons : *Cucumaltina placocephalus* n. gen. n. sp. déforme son corps et son axe pour surmonter cet envasement ; *Cnemidiastrum almeriae* n. sp. adopte deux stratégies pour résister à la sédimentation : ou bien l'axe de l'animal se « décroche » comme chez le genre précédent, et on a l'impression que deux Spongiaires se développent l'un sur l'autre, ou bien l'espèce prend une forme de cône très aplati et étalé sur le sédiment ;

5) les formes périlithes les plus fréquentes peuplent la roche à nu ou l'argile compactée sur les bords de ravins ou de chenaux ; elles sont les plus faciles à comparer avec les peuplements actuels qui colonisent souvent de tels substrats abrupts. Des exemples sont connus dans le canyon de Cassidaigne, au large de Marseille (LABOREL *et al.*, 1961), à Tuléar, Madagascar (VACELET et VASSEUR, 1977) et sur le plateau Cyrénien au large de la Libye (groupe Escarmed, 1982). Les autres animaux qui peuplent ces pans rocheux actuels, Polypiers Dendrophyllidés, Térébratules, etc., se retrouvent presque identiquement dans le Tortonien d'Espagne (BRIMAUD, 1984).

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Phylum PORIFERA Grant, 1872

Classe DEMOSPONGIARIA Sollas, 1875

Sous-classe TETRACTINOMORPHA Lévi, 1957

Super-ordre TETRACTINELLIDAE Sollas, 1888

Ordre CHORISTIDA Sollas, 1888

Famille GEODIIDAE Gray, 1867

Genre **GEODIA** Lamarck, 1815

ESPÈCE-TYPE : *Geodia gibberosa* Lamarck, 1815, SD DE LAUBENFELS (1955)

Geodia avicula n. sp.
(Pl. I, 1-4)

v. 1984 — *Geodia avicula* Brimaud, p. 409, pl. 12, fig. 1-2 (*nomen nudum*).

ORIGINE DU NOM : Du nom latinisé de l'un des inventeurs J. LOISEAU (aviculus).

MATÉRIEL : Holotype, IPM R6936 (pl. I, 1) ; paratype, IPM R6937 (pl. I, 2-4) ; paratypoïdes : 2 ex.

LOCALITÉ-TYPE ET ÉTAGE-TYPE : Ulea ; Tortonien, zone à Humerosa (?).

DIAGNOSE : Une espèce fossile du genre *Geodia* caractérisée par la disposition et la grande taille de ses triaènes et de ses sterrasters, par son niveau stratigraphique et par sa bonne conservation.

DESCRIPTION : Éponge discoïdale, aplatie par la fossilisation, mais probablement globuleuse du vivant de l'animal. La zone de fixation n'est visible sur aucun des échantillons. Les dimensions totales sont de 50-60 mm sur 45-50 mm. La surface montre un cortex épais ; elle est couverte de grands triaènes et d'oxes fusiformes, très nombreux, saillants, souvent cassés. A la loupe binoculaire, on observe des triaènes diversifiés disposés presque parallèlement les uns par rapport aux autres, et s'enfonçant légèrement vers l'intérieur de l'animal ; les orthotriaènes sont les plus fréquents ; les protriaènes, plagiotriaènes et anatriaènes sont plus rares. Les sterrasters sont très abondants sur toute la surface de l'holotype ; ils ont une forme sphérique ou elliptique et mesurent environ 250 microns. En lame mince, on observe surtout les oxes recoupés en sections subaxiales ou transverses ; ils atteignent 2 mm de long et 0,125 mm de diamètre. Dans les deux types de sections, les canaux axiaux sont bien visibles. L'holotype semble montrer une cavité préosculaire, mais les canaux aquifères ne sont pas visibles. La conservation des individus est très bonne et même exceptionnelle ; en effet, les Tétractinomorphes sont « généralement friables » (LÉVI, 1973 : 594). Les spicules

sont conservés en opale, certaines plages peuvent être silicifiées. La gangue marneuse jaunâtre recouvre la surface des échantillons, mais pénètre peu à l'intérieur de ceux-ci ; quelques rares Foraminifères planctoniques sont piégés entre les oxes.

Comparaison : L'espèce fossile ressemble à l'espèce actuelle *G. vaubani* Lévi et Lévi, 1983, par l'abondance des oxes dans le squelette ; elle s'en distingue par des sterrasters beaucoup plus grands.

Répartition : Tortonien de Pliego, Almeria et Ulea.

Ordre LITHISTIDA Schmidt, 1870 (= Desmophorida Hentschel, 1923)

Sous-ordre TETRACLADINA Zittel, 1878

Famille Theonellidae Lendenfeld, 1903 (= Discodermiidae Schrammen, 1910)

Genre **DISCODERMIA** Bocage, 1869

Espèce-type : *Discodermia polydiscus* Bocage, 1869, SD de Laubenfels (1955).

Discodermia polytylostoma n. sp.

(Pl. I, 5-8 ; pl. II, 1)

? 1924 — *Discodermia* sp. : Moret, p. 19, fig. 7 in texte.
? 1924 — *Discodermia* sp. : Moret, p. 19 (N.F.).
v. ? 1978 — *Discodermia* sp. : Ott d'Estevou et Termier, p. 316 (N.F.).
v. ? 1978 — *Discodermia* (?) sp. : Ott d'Estevou et Termier, p. 316 (N.F.).
v. ? 1981 — *Discodermia* sp. : Ott d'Estevou, Termier et Termier, p. 67 (N.F.).
v. ? 1981 — *Discodermia* (?) sp. : Ott d'Estevou, Termier et Termier, pl. 5, fig. 5-9 ; pl. 6, fig. 4-10 (spicules phyllotriaènes).
v. 1984 — *Discodermia polytylostoma* Brimaud, p. 411 (N.F.) (*nomen nudum*).

Origine du nom : Du grec πολύς beaucoup, τύλος bosse et στόμα bouche.

Matériel : Holotype, IPM R6938 (pl. 1, 5) ; paratypes, IPM R6939 (pl. 1, 7-8), IPM R6940 (pl. II, 1) ; paratypoïde : 1 ex. (82.13c).

Localité-type et étage-type : Pliego ; Tortonien, zone à Continuosa.

Diagnose : Espèce de *Discodermia* caractérisée par la réunion d'un petit nombre d'individus de morphologie relativement constante, et par un squelette composé de tétraclones lisses ou verruqueux disposés en réseau dense et régulier.

Description : Éponge souvent dressée, comportant un court pédoncule, à partir duquel divergent au moins trois individus en forme de figue ; quelques échantillons ont un aspect plus ramassé, plus aplati, et possèdent alors six ou sept individus réunis à une base commune plane. Le Spongiaire peut atteindre 120 × 75 mm ; chaque individu a un diamètre variant de 15 à 30 mm. Le centre de l'apex est occupé par un oscule toujours très apparent,

d'un diamètre moyen de 5 mm, qui reçoit plusieurs canaux radiaires ramifiés. La cavité pseudogastrique est étroite et profonde. La surface des échantillons est criblée de petits pores ronds, disposés sans ordre. Les desmes tétraclones sont lisses ou verruqueux et montrent de fortes arborisations terminales formant un enchevêtrement très solide. Les spicules dermaux, phyllotriaènes ou discotriaènes, et les microsclères n'ont pas été observés.

Les tétraclones ont des branches régulières, situées à 120° l'une de l'autre, et longues de 0,100 à 0,150 mm. Ils sont généralement verruqueux. Les zygoses sont assez fortes et n'intéressent que l'extrémité des tétraclones.

Remarque : Il n'existe qu'une espèce de *Discodermia* dans le Tortonien d'Espagne. La *Discodermia* sp. 2 décrite dans la thèse de C. Brimaud (1984) réunit deux échantillons douteux dont aucun après réexamen n'appartient au genre *Discodermia*. Il s'agit plutôt d'une *Phyllodermia* et d'une *Pliegatella* roulée et usée.

Comparaison : Par sa forme générale, *D. polytylostoma* n. sp. rappelle des espèces du Crétacé telles que *D. catalaunica* Lagneau-Hérenger, 1962 ou *D. galloprovincialis* Moret, 1926. La première, *D. catalaunica*, diffère par la forme cylindrique et l'arrangement plus serré des individus constitutifs, par leurs pores alternés, et par un squelette composé de petits tétraclones verruqueux et irréguliers. La seconde, *D. galloprovincialis*, se distingue par l'apex arrondi de ses individus et leurs spicules tétraxones minces et irréguliers.

Répartition : Présence possible dans le « Cartennien » d'Algérie. Tortonien de Pliego, de Tercia et peut-être de Sorbas.

Sous-ordre DICRANOCLADINA Schrammen, 1910, emend.

Définition : Réseau principal composé de desmes dicranoclones d'aspect toujours verruqueux, organisés en fibres ou non, parfois associés avec des tétraclones ou avec des mégarhizoclonides. Les desmes comportent le plus souvent moins de quatre branches et un bouton polaire verruqueux ou non. Spicules dermaux constitués soit de dichotriaènes avec parfois des petits rhizoclones chez les genres fossiles, soit de discotriaènes ou phyllotriaènes chez les genres actuels (*Macandrewia, Neopelta, Callipelta*). Système canalifère rudimentaire.

Familles incluses : 1) Acrochordoniidae Schrammen, 1910, emend. Lagneau-Hérenger, 1962 ; 2) Corallistidae Sollas, 1888 [synonymes : Pachinionidae Schrammen, 1924 ; Leiodorellidae Schrammen, 1924, sensu de Laubenfels, 1955 (pars) ; Kaliapsidae de Laubenfels, 1936 (pars) ; Gignouxiidae de Laubenfels, 1955 ; Pseudoverruculinidae de Laubenfels, 1955 ; Phrissospongiidae Lagneau-Hérenger, 1962] ; 3) Spinocladiidae Lagneau-Hérenger, 1962 ; 4) Neopeltidae Sollas, 1888.

Historique : Les Dicranocladines sont le groupe de Lithistides distingué le plus tardivement. *Corallistes*, genre actuel, est créé en 1870, *Pachinion* en 1878.

La morphologie de ces animaux n'avait pas permis aux anciens auteurs de reconnaître leur existence ; l'analyse des réseaux ne conduisit pas non plus Zittel (1878) à faire des dis-

tinctions. A cause probablement de la grande taille des desmes et de la présence de spicules dermaux dichotriaènes, ZITTEL classait ces formes au voisinage des Mégamorines.

La famille actuelle des Corallistidés fut créée en 1888 par SOLLAS. SCHRAMMEN (1903 : 17) indiqua le premier que les Corallistidés possédaient des spicules « dicranoclones », mais il les maintint dans les Mégamorines.

MORET (1926) signale que les Corallistides ont des caractères intermédiaires entre Mégamorines et Rhizocladines, et il les inclut dans les Rhizocladines.

SCHRAMMEN (1936 : 77) élève la famille des Corallistidae au rang d'une tribu appelée Dicranocladina. Nous conservons ce nom, bien qu'on puisse s'interroger sur l'emploi de Corallistida en tant que *nomen translatum*, d'ailleurs proposé par BRIMAUD (1984 : 413).

En 1960, DEFRETIN distingue trois sous-ordres dans l'ordre des Lithistides : Tétracladines, Rhizocladines et Dicranocladines. C'est cette position que nous allons suivre.

En 1962, LAGNEAU (p. 161), bien qu'elle considère que les dicranoclones sont des monocrépides, range la super-famille des Dicranocladines dans les Tetraxonia parce qu'ils possèdent des spicules dermaux à quatre axes. Elle fait des Dicranocladines une super-famille — avec les Tétracladines — des Tetralithistida ; alors qu'elle range les Rhizocladines dans une super-famille d'un sous-ordre distinct les Monolithistida. LAGNEAU considère d'autre part (1962 : 44) que des Sphaerocladines paléozoïques, telles *Hindia*, pourraient être les ancêtres des Dicranocladines.

Pour LÉVI (1973 : 600), le dicranoclone est un desme monocrépide. Il admet donc implicitement que les Corallistidés sont plus proches des Rhizomorines, elles aussi monocrépides, que des Tétracladines à desmes tétracrépides. Et il place ainsi, dans les Corallistidés, le genre *Neopelta*, que SOLLAS (1888) et MORET (1926 : 70) considèrent comme une Rhizomorine.

DISCUSSION : On voit donc que, selon l'interprétation donnée aux dicranoclones, les Dicranocladines peuvent être rapprochés soit des Tétracladines, soit des Rhizomorines ; voire inclus dans l'un ou l'autre de ces sous-ordres. Ainsi, MORET (1926) place *Acrochordonia* parmi les Tétracladines, alors que LAGNEAU-HÉRENGER la classe parmi les Dicranocladines ; le premier auteur situe une autre Dicranocladine, le genre *Procorallistes*, dans les Rhizomorines. *Corallistes* est également rangé parmi les Rhizomorines (« Kaliapsidae ») par DE LAUBENFELS (1955). D'autres Dicranocladines sont classés dans les Eutaxicladines (DE LAUBENFELS, 1955 ; OTT D'ESTEVOU, TERMIER et TERMIER, 1981).

Nous agréons la proposition de LAGNEAU-HÉRENGER (1962) qui distingue les Dicranocladines des Tétracladines, et qui considère qu'il doit exister entre ces deux sous-ordres des termes de passage, représentés en particulier par les Acrochordoniidés, chez lesquels dicranoclones et tétraclones sont présents. Dans certains cas, il est très difficile de distinguer un dicranoclone en trépied d'un tétraclone dont un des bras aurait été remplacé par un bouton polaire ; les spicules dermaux (malheureusement rarement conservés) et la taille des desmes, généralement plus grands chez les Dicranocladines (LAGNEAU, 1962 : 38), permettent de faire la différence.

Comme DEFRETIN (1960) l'avait fait avant nous, nous avons choisi d'utiliser les Dicranocladines en tant que sous-ordre. Cette indépendance posée, on peut regrouper les familles de Dicranocladines selon certains caractères de leurs desmes (fig. 3) :

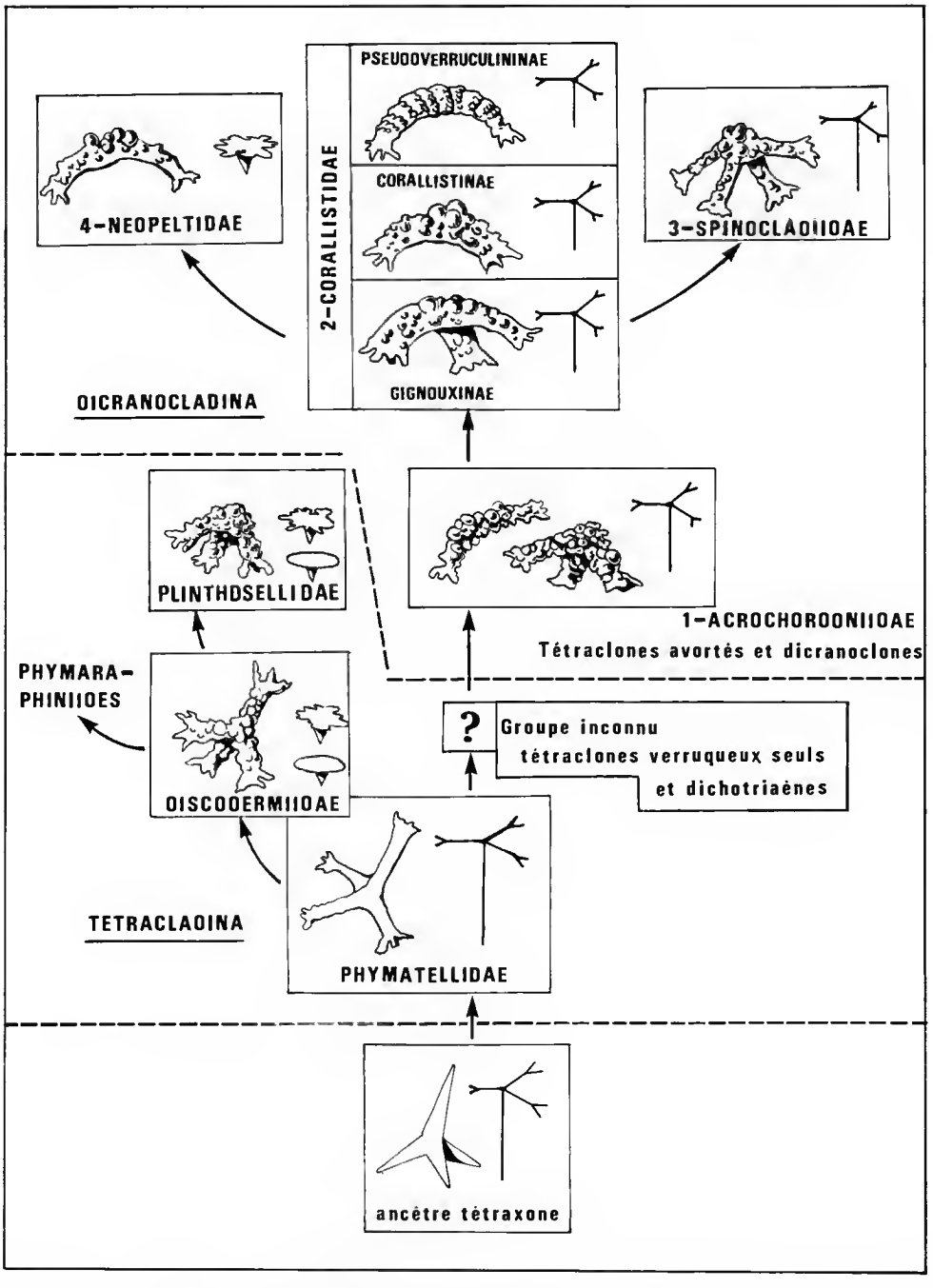


FIG. 3. — Essai de reconstitution phylogénétique des Dicranocladines et de leurs ancêtres supposés parmi les Tétracladines. Explications dans le texte. (Croquis sans échelle.)

— Les Acrochordoniidae ont un squelette constitué de dicranoclones et de tétraclones associés à des dichotriaènes. Cette famille représente une forme de passage entre les Tetracladina et les Dicranocladina.

— Les Corallistidae comportent seulement des dicranoclones et des dichotriaènes.

— Les Spinocladiidae ont des desmes dicranoclones, voire anomoclones ; cette famille peut représenter une forme de passage entre les Dicranocladines et les Anomocladines.

— Les Neopeltidae ont des phyllotriaènes ou des discotriaènes pour spicules dermaux.

Comme le suggère Lagneau-Hérenger (1962), il est possible qu'il existe une filiation entre les familles, basée sur une transformation progressive du spicule : tétraclone, dicranoclone, anomoclone.

Répartition : Jurassique — Actuel.

Famille Acrochordoniidae Schrammen, 1910, emend. Lagneau-Hérenger, 1962

Synonymes : Jereidae de Laubenfels, 1955 (pars), Achrochordoniidae Keith Rigby, 1981 (*nom. null.*).

Définition : Éponges de formes diverses dont le squelette est formé de grands desmes irréguliers, verruqueux, dicranoclones, à quatre branches ou plus rarement à deux branches. Elles constituent un terme de passage morphologique et peut-être génétique entre Tétracladines et Dicranocladines. Les spicules dermaux sont des dichotriaènes.

Remarques : Le genre *Acrochordonia* est classé par de Laubenfels (1955 : E58) dans la famille des Jereidae créée par cet auteur. Ceci appelle deux remarques ; d'une part, d'un point de vue formel, Acrochordoniidae aurait priorité sur Jereidae, d'autre part *Acrochordonia* est distinct des autres membres des Jereidae qui ont tous des desmes tétraclones lisses et réguliers et appartiennent donc à la famille des Phymatellidae Zittel, 1878. La systématique de de Laubenfels ne peut donc être suivie.

Une faute d'orthographe (adjonction d'un h à acro) rend nulle la graphie Achrochordoniidae de Keith Rigby.

Notre définition et notre conception phylogénétique de la famille sont conformes à celles de Lagneau (1962 : 120, 162-163).

Genres inclus : *Acrochordonia* Schrammen, 1901 ; *Achrochordiella* Keith Rigby, 1981 ; *Pliegatella* n. gen.

Répartition : Crétacé inférieur — Miocène supérieur (Aptien de Catalogne, Crétacé supérieur d'Allemagne du Nord et de France, Éocène des USA, Tortonien d'Espagne).

Genre **PLIEGATELLA** n. sp.

Espèce-type : *Pliegatella genovefae* n. gen. n. sp.

Origine du nom : De Pliego, localité éponyme.

Diagnose : Acrochordoniidé rameux, pédonculé, dissymétrique et à mode de croissance irrégulier. Les branches, courtes ou longues, ont une extrémité arrondie ou aplatie, jamais déprimée, où aboutissent les apochètes ; ce système exhalant est souvent peu net. Canaux inhalants bifurqués peu visibles. Surface râpeuse du fait de la taille et de la verrucosité des desmes : gros tétraclones verruqueux, parfois lisses, et quelques dicranoclones plus typiques. Squelette cortical non observé.

Description : Celle de l'espèce-type.

Comparaison : La présence des dicranoclones typiques distingue le nouveau genre des Plinthosellidés chez lesquels il y a seulement de gros tétraclones verruqueux (genres *Plinthosella, Ragadinia,* etc.). L'aspect externe est généralement très différent : les Plinthosellidés ont une forme aplatie, ovoïde ou en cornet, jamais rameuse.

Il se distingue des Théonellidés, comme *Eustrobilus* par exemple, par la présence des dicranoclones, la forme et le système canalifère (il n'y a pas de cavité pseudogastrique chez *Pliegatella*).

La présence des tétraclones exclut le rattachement du nouveau genre aux Corallistidés, avec lesquels il partage cependant quelques caractères ; ainsi la taille des desmes est à peu près semblable à celle des « Pachinionidés » (*Procorallistes, Pachinion*) ou des « Phrissospongiidés » (*Phrissospongia, Gignouxia*).

D'autres genres de Corallistidés cités par Moret (1926) présentent certaines convergences. Le nouveau genre se rapproche d'*Acrochordonia* dont il diffère par sa forme constamment rameuse, l'absence systématique de cavité pseudogastrique, et par la présence sporadique de canaux radiaires ; ces derniers ne sont pas localisés dans de petites cavités où sont assemblés les pores exhalants. Enfin, les tétraclones plus gros et plus réguliers distinguent *Pliegatella* d'*Acrochordonia*.

Pliegatella diffère d'*Achrochordiella* par sa forme, la rareté des canaux radiaires, et la plus grande taille des tétraclones ; les desmes montrent un agencement très proche.

Répartition : Tortonien des Cordillères bétiques orientales.

Pliegatella genovefae n. gen. n. sp.
(Pl. II, 2-4 ; pl. III, 1-5)

v. 1984 — *Pliegatella genovefae* Brimaud, p. 414, pl. 13, fig. 1-2 (*nomen nudum*).

Origine du nom : Dédié à Mme Geneviève (Genovefa) Termier.

Matériel : Holotype, IPM R6941 (pl. II, 2) ; paratypes, IPM R6942 à IPM R6948 (pl. II, 3-4, pl. III, 1-5) ; paratypoïdes : 49 ex. (37 à Pliego, 4 à Almeria, 5 à Tercia, 3 à Sorbas).

Localité-type et étage-type : Pliego ; Tortonien, zone à Continuosa.

Diagnose : Celle du genre.

Description : Les individus sont tous dressés, plus ou moins digités. Les plus grands exemplaires examinés ont une hauteur de 130 mm ; la taille moyenne est de 75-110 mm, rarement 50 mm ; et la largeur la plus fréquente est comprise entre 41 et 100 mm (extrêmes 27 et 126 mm). Le nombre des rameaux subcylindriques est de 2 à 5 et leur diamètre varie de 24 à 38 mm. Le nombre maximal d'apochètes aboutissant à l'extrémité des rameaux est de 30. Ces Spongiaires ont un pédoncule (21 à 31 mm de hauteur) plus mince (15 à 27 mm) que les rameaux. Des sections longitudinales permettent d'observer, à la loupe binoculaire, le système canalifère : les apochètes, assez nombreux, de 0,5 à 1 mm de diamètre sont parallèles à l'axe de l'Éponge ; quelques canaux inhalants perpendiculaires aux apochètes sont visibles. La surface des échantillons montre quelques canaux radiaires superficiels. Les spicules sont des tétraclones ou des dicranoclones, souvent très verruqueux réunis par de fortes zygoses en un réseau très solide. Ces spicules ont une taille assez importante puisqu'ils atteignent 0,5 mm de long. Des dichotriaènes sont rarement conservés (T.6.8.).

Répartition : Tortonien de Pliego, Tercia, Almeria et Sorbas.

Sous-ordre RHIZOMORINA Zittel, 1878

Famille Azoricidae Sollas, 1888, emend.

Synonymes : Leiodermatiidae Lendenfeld, 1903 ; Chonellidae Schrammen, 1924 ; Cytoraciidae Schrammen, 1924 ; Leiochoniidae Schrammen, 1924 (pars) ; Seliscothonidae Schrammen, 1924 ; Petromicidae Topsent, 1928 ; Kaliapsidae de Laubenfels, 1936 (pars) ; Astroboliidae de Laubenfels, 1955 (pars) ; Plinthodermatiidae de Laubenfels, 1955.

Définition : Rhizomorines à squelette compact ou fibreux, à système canalifère peu développé, pourvues ou non de pores. Formes très variables : coupe, cône creux, cornet, lame, cylindre. Pas de squelette dermal, ni de microsclères.

Genres inclus : *Azorica* Carter, 1873 ; *Leiodermatium* Schmidt, 1870 ; *Phlyctia* Pomel, 1872 ; *Cnemaulax* Pomel, 1872 (= *Chonella* Zittel, 1878 ; ? *Leiochonia* Schrammen, 1901) ; *Cytoracia* Pomel, 1872 ; *Trachydictya* Pomel, 1872 (= *Histiodia* Pomel, 1872 ; *Laosciadia* Pomel, 1872 ; *Seliscothon* Zittel, 1878) ; *Plinthodermatium* Schrammen, 1910 ; *Platychonia* Zittel, 1878 ; *Petromica* Topsent, 1898 ; *Pseudoscytalia* Schrammen, 1924.

Répartition : Jurassique moyen (Callovien) — Actuel.

Genre **CNEMAULAX** Pomel, 1872, emend.

Espèce-type : *Cnemaulax rugosus* Pomel, 1872, SD de Laubenfels (1955).

Synonymes : *Chonella* Zittel, 1878 ; ? *Leiochonia* Schrammen, 1901.

Définition : Forme de coupe, de cratère, de feuille, d'entonnoir ou de cornet. Pores très petits disposés sans régularité sur les deux faces. Squelette non fibro-radié, non compact, plutôt lâche. Rhizoclones très petits et très épineux.

Discussion : Le genre *Cnemaulax* créé par Pomel (1872 : 213) a priorité sur le genre *Chonella* Zittel, 1878 ; la synonymie fut admise par Moret en 1924 (p. 14), et l'espèce-type désignée par de Laubenfels (1955 : E104).

Répartition : Crétacé inférieur — Miocène (Aptien de Catalogne ; Crétacé supérieur de France et d'Allemagne ; « Cartennien » d'Algérie ; Tortonien d'Espagne et peut-être d'Italie).

Genre **TRACHYDICTYA** Pomel, 1872, emend.

Espèce-type : *Scyphia mantelli* Goldfuss, 1833, SD Pomel (1872).

Synonymes : *Scyphia* Linné, 1759 (pars) ; *Ocellaria* de Carbonnière, 1801 (pars) ; *Spongites* Oken, 1914 (pars) ; *Cupulospongia* d'Orbigny, 1849 (pars) ; *Chenendopora* Lamouroux, 1821 (pars) ; *Histiodia* Pomel, 1872 ; *Histodia* Moret, 1924 (*nom. null.*) ; *Laosciadia* Pomel, 1872 ; *Seliscothon* Zittel, 1878 ; *Proseliscothon* Siemiradski, 1915 ; ? *Pseudoseliscothon* Moret, 1926.

Définition : Forme variable : plat, entonnoir, cylindre, champignon, cratère, coupe ou lame. Paroi comportant des lamelles verticales entre lesquelles sont disposés des orifices inhalants. Sur les canaux radiaires de la surface interne, il y a de petits oscules. Rhizoclones très longs agencés en tissu lamellaire et radié net.

Discussion : Il semble que le genre *Trachydictya* ait priorité sur toutes les désignations qui ont suivi. En particulier, la priorité sur *Seliscothon* est incontestable, dans la mesure où l'espèce-type de *Trachydictya* désignée par Pomel (1872 : 107), *Scyphia mantelli* Goldfuss, 1833, fut rattachée ensuite au genre *Seliscothon* par Zittel (1878). De Laubenfels (1955 : E45) considère que *Laosciadia* est synonyme de *Trachydictya* et de *Seliscothon* et qu'il a priorité. Or le genre prioritaire est évidemment *Trachydictya* décrit page 107 de l'ouvrage de Pomel, alors que *Laosciadia* n'est érigé que page 148. De Laubenfels considère *Histiodia* comme un genre distinct, alors que l'espèce-type qu'il lui fixe, *H. undulata*, a été réunie, avec juste raison, par Moret au genre *Seliscothon*. En conclusion, le taxon défini ci-dessus doit donc s'appeler *Trachydictya* avec le libellé suivant :

Trachydictya Pomel, 1872 (p. 107) ; espèce-type : *Scyphia mantelli* Goldfuss, 1833, SD Pomel (1872) ;
= *Histiodia* Pomel, 1872 (p. 144) ; espèce-type : *Histiodia undulata* Pomel, 1872, SE de Laubenfels (1955) ;
= *Laosciadia* Pomel, 1872 (p. 148) ; espèce-type = *Laosciadia fungiformis* Pomel, 1872 (= ? *Spongia plana* Phill., 1829) SD de Laubenfels (1955) ;
= *Seliscothon* Zittel, 1878 ; espèce-type = *Spongia plana* Phill., 1829, SD de Laubenfels (1955).

Répartition : Jurassique supérieur — Miocène supérieur. Jurassique supérieur de Pologne ; Aptien de Catalogne ; Crétacé supérieur de Bohême (Cénomanien), de France, d'Angleterre et d'Allemagne ; Landénien de Belgique ; « Cartennien » d'Algérie ; Tortonien d'Espagne.

Trachydictya pomeli n. sp.
(Pl. III, 6-8)

v. p. 1984 — *Histiodia pomeli* Brimaud, p. 418-419, pl. 14, fig. 3 (*nomen nudum*).

Origine du nom : En l'honneur d'A. Pomel, descripteur du genre.
Matériel : Holotype, IPM R6949 (pl. III, 6) ; paratype, IPM R6950 (pl. III, 8) ; paratypoïde : 1 ex.
Localité-type et étage-type : Almeria ; Tortonien, zone à Obliquus extremus.

Diagnose : L'Éponge prise pour type a une forme de cône creux avec une face externe striée longitudinalement (fibres de rhizoclones) et une face interne assez lisse. Les canaux inhalants sont logés entre les fibres. Le système exhalant est mal visible.

Description : Les trois échantillons reflètent une morphologie variable : deux sont en tube, l'autre est en coupe. La forme en cylindre, d'après Schrammen (1912) cité par Moret (1926 : 73), correspond chez certaines espèces à un stade jeune de l'animal, c'est celle de l'échantillon R6950. Cet individu montre une base élargie atteignant 45 mm de large, et sur laquelle sont retenus des petits lithoclastes dolomitiques ; sa partie cylindrique est large de 15 mm et sa hauteur totale est de 30 mm. L'holotype en cône creux R6949 mesure 70 × 70 × 40 mm et a une paroi de 8-10 mm d'épaisseur ; les bords sont épais et arrondis. La face interne est percée de pores exhalants, très petits, punctiformes. La face externe montre les stries lamellaires caractéristiques du genre. Le squelette est toujours constitué de petits rhizoclones recristallisés disposés en fibres. Le système canalifère n'est jamais bien visible sur les échantillons.

Remarques : L'espèce diffère de *Trachydictya undulata* Pomel, 1872 n. comb. (= *Seliscothon undulatum* sensu Moret, 1924) par ses faibles dimensions. L'holotype rappelle *T. mantelli* (Goldfuss), mais s'en éloigne également par la différence de taille marquée, surtout en ce qui concerne le diamètre (327 mm d'après Roemer, 1864) et l'épaisseur des parois (15 mm d'après Moret, 1926).

Répartition : Tortonien de Sorbas et d'Almeria.

Famille Leiodorellidae Schrammen, 1924

Synonymes : Verruculinidae Schrammen, 1924 ; Scytaliidae de Laubenfels, 1955 (pars) ; Astroboliidae de Laubenfels, 1955 (pars).

Définition : Famille caractérisée par des formes en entonnoir, coupe, feuille, etc. Parois plus ou moins épaisses. Deux faces généralement dissemblables : face inférieure (externe) à petits pores lisses ou verruqueux, face supérieure (interne) à larges ouvertures verruqueuses ou à ouvertures simples ou groupées, entourées de canaux radiaires étoilés.

Discussion : Cette définition ne correspond ni à celle de de Laubenfels (1955 : E48 ; exclusion de *Macandrewia, Stichophyma*, etc.) ni à celle d'Ott d'Estevou *et al.* (1981 : 69 ; exclusion de *Stichophyma*).

Genres inclus : *Leiodorella* Zittel, 1878 ; *Verruculina* Zittel, 1878 ; *Pliobolia* Pomel, 1872 emend. (= *Coscinostoma* Schrammen, 1910) ; *Plioboliopsis* n. gen.

Répartition : Jurassique moyen — Miocène supérieur.

Genre **VERRUCULINA** Zittel, 1878

Espèce-type : *Manon micrommata* Roemer, 1841, SD de Laubenfels (1955).

Synonymes : *Pleurophymia* Pomel, 1872 (pars) ; *Amphithelion* Zittel, 1878 ; *Amphistomium* Schrammen, 1924 ; *Sporadothelion* Schrammen, 1924 ; *Heterothelion* Schrammen, 1924 ; *Cryptothelion* Schrammen, 1924 ; *Amphichondrium* Schrammen, 1924 ; *Chondriophyllum* Schrammen, 1924 ; ? *Scythophymia* Pomel, 1872.

Définition : Rhizomorine en coupe, cornet, feuille ou entonnoir ; plus ou moins épaisse et pédonculée. Pores sur les deux faces. Pores exhalants gros, portés par des verrues, sur la face interne (= supérieure). Pores inhalants petits, nombreux, non verruqueux, sur la face externe (= inférieure). Squelette fibreux irrégulièrement réticulé, mais pas radié. Feutrage de petits rhizoclones formant cortex sur les deux faces. Présence d'oxes.

Remarque : Brimaud (1984 : 420) avait mis en synonymie *Pleurophymia* Pomel, 1872, prioritaire, et *Verruculina* Zittel, 1878 ; et spécialement l'espèce *Pleurophymia ambigua* Pomel, 1872, qu'elle étudiait. Cette synonymie avait déjà été admise par Moret (1924 : 15) et Ott d'Estevou, Termier et Termier (1981 : 69).

Si la plupart des *Pleurophymia* de Pomel sont en effet des *Verruculina*, il semble cependant que l'espèce-type désignée subséquemment par de Laubenfels (1955 : E48), *Pleurophymia cotyle* Pomel, 1872, soit plutôt un Corallistidé (*Corallistes, Procorallistes, Pseudoverruculina*, ou autre). Ceci avait déjà été clairement indiqué par Moret (1924 : 18) : « (...) des espèces, en partie figurées par Pomel comme *Pleurophymia* et qui, en réalité, doivent être attribuées au genre actuel *Corallistes* dont elles possèdent, outre la spiculation, les oscules verruqueux et le mode de croissance en oreille ou en feuille irrégulière ». En cas de synonymie, c'est sur *Procorallistes* que *Pleurophymia* aurait priorité, ou bien sur *Pseudoverruculina*, à moins qu'il ne désigne un genre différent et qu'en ce cas les trois taxons soient à conserver.

Ces constatations retardent la fixation du statut de *Pleurophymia*, et nous conserverons le nom de *Verruculina* pour désigner le taxon défini ci-dessus (pl. IV, 1-3).

Répartition : Jurassique moyen — Miocène supérieur (Callovien de La Voulte, Aptien de Catalogne, Crétacé supérieur d'Europe occidentale, Landénien de Belgique, Miocène d'Algérie et d'Espagne).

Genre **PLIOBOLIA** Pomel, 1872

Espèce-type : *Pliobolia vermiculata* Pomel, 1872, SD de Laubenfels (1955).

Synonymes : *Coscinostoma* Schrammen, 1910 ; ? *Trachynoton* de Laubenfels, 1955 (= *Trachynotus* Schrammen, 1924, non Bell, 1862).

Définition : Rhizomorine en forme d'entonnoir, de feuille, d'oreille ou de cornet. A la face supérieure, les pores exhalants sont réunis en petits groupes d'où partent des canaux rayonnants, de sorte que chaque groupe de pores offre l'aspect d'une étoile. La face inférieure porte les petits pores inhalants ronds, éparpillés, ainsi que des traces sinueuses de canaux d'allure ridée (pl. IV, 4).

Remarque : La synonymie de *Pliobolia* et de *Coscinostoma* avait déjà été admise par Moret (1924 : 16 et 1926 : 96). De Laubenfels (1955 : E47) l'avait stipulée de manière formelle. Nous avons suivi ses conclusions.

Répartition : Crétacé inférieur — Miocène supérieur (Aptien de Catalogne, Crétacé supérieur d'Allemagne du Nord et du sud de la France, Miocène d'Algérie et d'Espagne).

Genre **PLIOBOLIOPSIS** n. gen.

Espèce-type : *Plioboliopsis hispanica* n. gen. n. sp.

Origine du nom : Ressemblant à *Pliobolia*.

Diagnose : Éponge en coupe aplatie, épaisse et pédonculée. Pores inhalants petits, nombreux, simples sur la face inférieure. Pores exhalants un peu plus gros, entourés par de courts sillons radiaires, sur la face supérieure.

Comparaison : La forme générale est celle d'une *Verruculina* mais les ouvertures exhalantes sont différentes. Celles-ci rappellent le système canalifère de *Pliobolia* (= *Coscinostoma*) ; mais chez le nouveau genre, les pores exhalants sont groupés sur des petites surfaces légèrement déprimées, alors que *Pliobolia* montre des cratères au fond desquels sont logés les pores exhalants, et autour desquels rayonnent des canaux peu nombreux assez profonds.

Le nouveau genre est également voisin de *Cnemaulax* (= *Chonella*) par sa forme, mais s'en distingue par son système canalifère plus développé.

Répartition : Tortonien d'Espagne du Sud.

Plioboliopsis hispanica n. gen. n. sp.
(Pl. IV, 5-7)

v. 1984 — *Plioboliopsis hispanica* Brimaud, p. 421, pl. 15, fig. 3 (*nomen nudum*).
v. 1985 — *Plioboliopsis hispanica* : Brimaud et Vachard, p. 8 (N.F. ; *nomen nudum*).

Origine du nom : Du latin *hispanica* = d'Espagne.
Matériel : Holotype, IPM R6951 (pl. IV, 5) ; paratype, IPM R6952 (pl. IV, 7).
Localité-type et étage-type : Almeria (Cerro de la Arena) ; Tortonien, zone à Obliquus extremus.

Diagnose : Celle du genre.

Description : Éponges en coupes plus ou moins aplaties, faiblement pédonculées, à pourtour régulier et lisse. Les dimensions sont les suivantes : 59-81 × 26-33 × 52-81 mm. La face supérieure montre des orifices exhalants multiples non saillants, où aboutissent des canaux radiaires régulièrement disposés en étoile. La face inférieure porte de petits pores inhalants simples. Le squelette compact est constitué de petits rhizoclones très recristallisés.

Répartition : Tortonien d'Almeria et de Pliego.

Famille Cnemidiastridae Schrammen, 1936, emend.

Synonyme : Scytaliidae de Laubenfels, 1955 (pars), Aulosomidae Schrammen, 1924.

Définition (d'après Lagneau-Hérenger, 1962 : 175) : Formes variées, système canalifère très développé, canaux exhalants radiaires ; canaux inhalants anastomosés. Rhizoclones en fibres réticulées.

Genres inclus : *Cnemidiastrum* Zittel, 1878 ; *Cucumaltina* n. gen. ; *Coelocorypha* Zittel, 1878 ; *Scytalia* Zittel, 1878 ; *Stachyspongia* Zittel, 1878 ; *Aulosoma* Schrammen, 1924 ; *Pseudocytoracea* Lagneau, 1962 ; *Coelosphaeroma* Schrammen, 1910.

Répartition : ? Carbonifère inférieur d'Irlande ; Jurassique moyen — Miocène supérieur d'Europe occidentale.

Genre **CNEMIDIASTRUM** Zittel, 1878

Espèce-type : *Cnemidiastrum stellatum* Goldfuss, 1833, SD de Laubenfels (1955).

Synonymes : *Cnemidium* Goldfuss, 1833 (pars) ; *Achilleum* Goldfuss, 1833 (pars) ; *Cnemispongia* Quenstedt, 1878 (pars) ; *Tragos* Quenstedt, 1878 (pars) ; *Lithostrobilus* Schrammen, 1936 ; ? *Angidia* Pomel, 1872.

Définition (d'après Lagneau-Hérenger, 1962 : 184) : Formes variées, cylindriques, en toupie, en plat, en champignon, etc. Cavité pseudogastrique centrale étroite et profonde. Face inhalante ornée de petits pores disposés en rangées longitudinales ou obliques. Ouvertures exhalantes entourées de fins canaux radiaires. Rhizoclones trapus, assez petits, réunis en fibres réticulées.

Discussion : Plusieurs désignations génériques furent employées pour ces Rhizomorines polymorphes, à cavité pseudogastrique et canaux radiaires (formes en plat, formes en cylindre). Après étude des genres *Cnemidium* Goldfuss, 1833, *Cnemidiastrum* Zittel, 1878, et *Lithostrobilus* Schrammen, 1936, il semble que le nom *Cnemidiastrum* doive s'appliquer au taxon défini ci-dessus.

a — *Statut des genres* Cnemidium *et* Cnemidiastrum

En 1833, Goldfuss décrit plusieurs espèces du genre *Cnemidium*. Jusqu'en 1872, ce genre est diversement interprété ; certains auteurs y placent même des Éponges calcaires. Quenstedt (1843, fide Zittel, 1878) restreint cependant le genre à une conception proche de celle qui sera adoptée ici. C'est Pomel (1872 : 79) qui fixe comme espèce-type de « *Cnemidium* (Goldf. part.) » : *Cnemidium lamellosum* Goldfuss ; et non Miller 1889, le traducteur de Zittel, comme le prétend de Laubenfels (1955 : E 104). La nature composite du genre, qui contient des Hexactinellides et des Lithistides, est soulignée par Zittel (1878 : 45-46), et il nomme les Lithistides *Cnemidiastrum* n. gen. Il faut noter que Zittel précise que *Cnemidium lamellosum* est en fait une Hexactinellide, appartenant à l'un des genres qu'il a créé : *Pachyteichisma* Zittel, 1878. En toute objectivité, il semble que *Cnemidium* devrait être conservé en priorité sur *Pachyteichisma*. Nous laisserons ce problème en suspens pour revenir aux difficultés posées par les Lithistides.

b — *Synonymies des genres* Cnemidiastrum *et* Lithostrobilus

Entre 1878 et 1936, le statut du genre *Cnemidiastrum* paraît fixé, et plusieurs espèces sont créées pour des formes jurassiques. Un changement est apporté par Schrammen, en 1936, qui suggère de distinguer deux genres d'après leur forme : il conserve *Cnemidiastrum* pour les Lithistides en plat ou en entonnoir et crée *Lithostrobilus* pour les formes en toupie ou en cylindre.

En 1955, de Laubenfels désigne formellement *Cnemidium stellatum* Goldfuss comme espèce-type, et rétablit la synonymie entre *Cnemidiastrum* et *Lithostrobilus* ; ce qui est logique puisque *C. stellatum*, espèce-type du premier, possède la forme en toupie soi-disant caractéristique du second. Lagneau (1962) et Brimaud (1984), qui travaillent d'après les données de Schrammen, emploient encore *Lithostrobilus*.

Cependant une étude d'un important matériel jurassique (Oxfordien de l'Yonne et Callovien de La Voulte) nous a montré d'une part que les populations de *Cnemidiastrum* sont très polymorphes et qu'elles contiennent à la fois des formes aplaties ou dressées, et que d'autre part il n'y a pas de différence générique entre ces formes jurassiques et celles du Miocène d'Espagne.

En fonction des arguments proposés on peut induire les synonymies suivantes :

— *Cnemidiastrum* Zittel, 1878 (espèce-type : *Cnemidium stellatum* Goldfuss, 1833, SD de Laubenfels, 1955) = *Lithostrobilus* Schrammen, 1924.
— *Cnemidium* Goldfuss, 1833 (espèce-type : *Cnemidium lamellosum* Goldfuss, 1833, SD Pomel, 1872) = *Pachyteichisma* Zittel, 1878 (espèce-type : *Pachyteichisma carteri* Zittel, 1878, SD de Laubenfels, 1955 : E87).

Répartition : ? Carbonifère d'Irlande : *Cnemidiastrum priscum* Hinde fide Moret, 1926 : 70 ; Lagneau, 1962 : 183 ; Jurassique moyen — Miocène supérieur (Callovien de La Voulte ; Jurassique supérieur de France, de Suisse et d'Allemagne ; Oxfordien de Pologne ; Tithonique de l'Ardèche ; Aptien de Catalogne ; Crétacé supérieur d'Allemagne ; « Cartennien » d'Algérie ; Tortonien d'Espagne).

Cnemidiastrum almeriae n. sp.

(Pl. V, 1-7 ; pl. VI, 1-6)

v. 1984 — *Lithostrobilus almeriae* Brimaud, p. 423-424, pl. 16, fig. 1-2 (*nomen nudum*).
v. 1985 — *Lithostrobilus almeriae* : Brimaud et Vachard, p. 8 (N.F. ; *nomen nudum*).

Origine du nom : De la province d'Almeria en Espagne.
Matériel : Holotype, IPM R6953 (pl. V, 1) ; paratypes, IPM R6954 à R6959 (pl. V, 4-7 ; pl. II, 1-6) ; paratypoïdes : 65 ex.
Localité-type et étage-type : Sierra Tercia ; Tortonien, zone à Continuosa (?).

Diagnose : Spongiaire en forme de toupie plus ou moins aplatie, faiblement pédonculée ; face apicale élargie, plus ou moins sphérique percée en son centre par un oscule vers lequel convergent des canaux radiaires ; face inhalante lisse, présentant parfois des bourrelets, ornée de petits pores en rangées obliques. Petits rhizoclones trapus réunis en fibres réticulées parfois mal distinctes.

Description : L'espèce présente une importante variation morphologique (fig. 4). Le type moyen a la forme d'un cône renversé, pédonculé, dont le sommet tronqué et un peu aplati s'orne de sillons radiaires autour d'une ouverture assez étroite et plus ou moins excentrée. Les canaux inhalants sont petits et anastomosés. Ces types moyens, les plus nombreux, ont pour dimensions : 40-77 mm de haut, 38-99 mm de diamètre, 32-58 mm de large ; les oscules ont 6 à 8 mm de diamètre.

Les nombreuses variantes comportent : a) des individus bicéphales mesurant : 47-77 × 77-79 × 34-44 mm, à têtes plates et angle de bifurcation de 30° environ ; b) des écophènes à long pédoncule et oscule saillant : 57-87 × 56-59 × 53-58 mm ; c) des formes à étranglement plus ou moins médian : 108 × 43-64 × 31-58 mm ; des spécimens en toupie : 63 × 80 × 80 mm ; e) des exemplaires aplatis : 16-27 × 60 × 60 mm.

Les observations à la loupe binoculaire et au microscope révèlent un réseau squelettique fibreux constitué de petits rhizoclones épineux.

Comparaisons : Certains exemplaires sont des homéomorphes des Tétracladines *Phyllodermia houzeti* Termier et Termier et *P. coronata* (Court.) dont ils se distinguent bien évidemment par la nature des spicules. Les exemplaires typiques de la nouvelle espèce évoquent

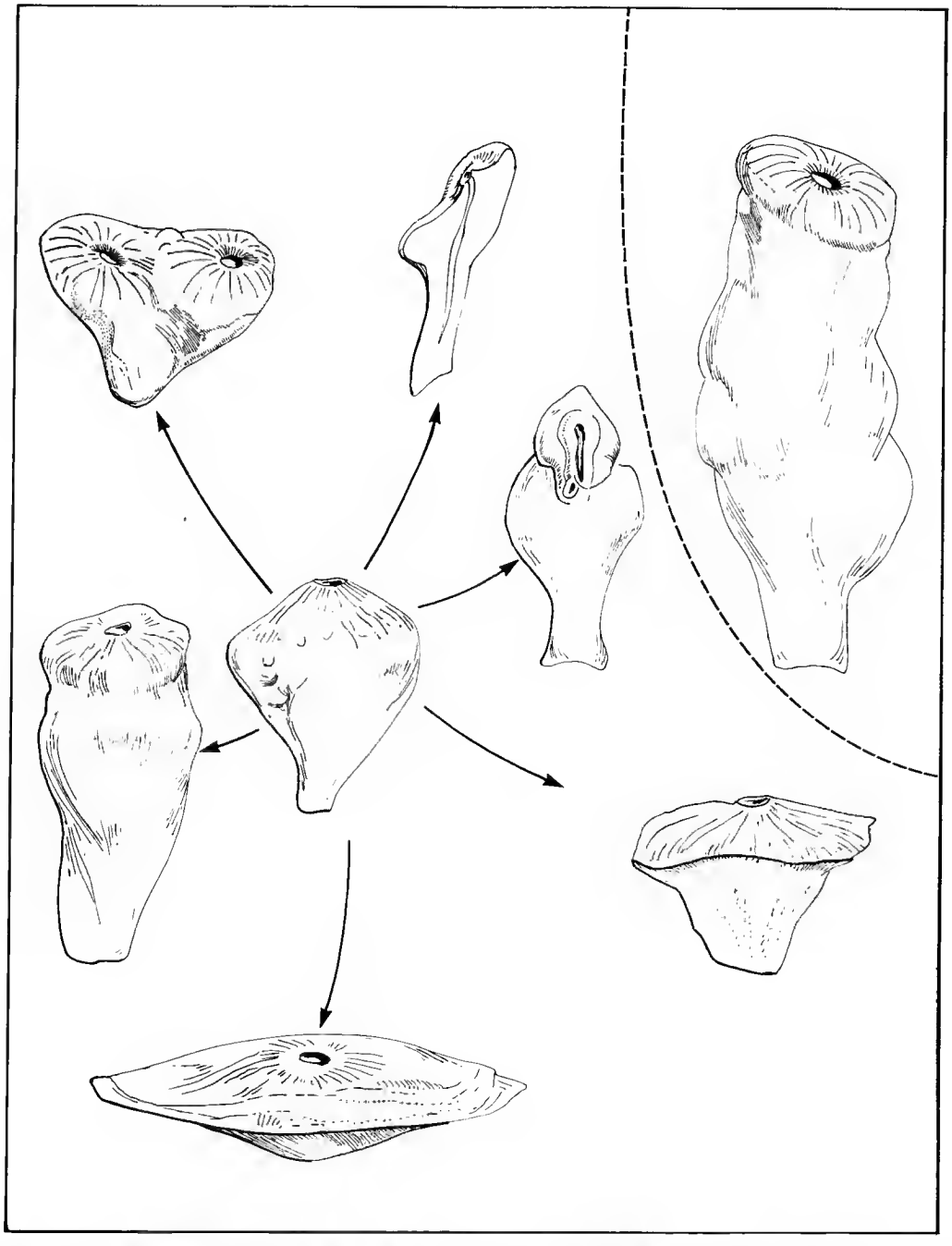


FIG. 4. — Écophènes différents de *Cnemidiastrum almeriae* n. sp. Ces accommodations sont probablement liées au type de substrat plus ou moins boueux et au mode de vie plus ou moins pivotant. L'accommodation extrême contre l'envasement est présentée par le genre *Cucumaltina* (en haut, à droite). Il est à noter que les *Cnemidiastrum* jurassiques présentent les mêmes accommodations que les formes miocènes illustrées ici (GOLDFUSS, 1833 ; ZITTEL, 1878 ; et observations personnelles). (Croquis sans échelle.)

Angidia cribosa Pomel, 1872, et *A. convexa* Pomel, 1872, dont ils diffèrent par une taille supérieure, un sommet moins convexe, des canaux radiaires moins nombreux ; de plus, faute de révision, on ignore la véritable nature des spicules d'*Angidia*.

L'espèce nouvelle ressemble à *Lithostrobilus reticulatus* Lagneau, 1962, dont elle diffère par un sommet plus saillant, une ouverture moins excentrée, des variations morphologiques plus grandes, une taille un peu supérieure, et la différence d'âge (Miocène supérieur et non Crétacé inférieur).

Répartition : Tortonien d'Almeria, Pliego, Tercia et Sorbas.

Genre **CUCUMALTINA** n. gen.

Espèce-type : *Cucumaltina placocephalus* n. gen. n. sp.

Origine du nom : Du latin *cucumis*, concombre, pour la forme, et de l'Alto de la Muela, pour la provenance.

Diagnose : Spongiaire pédonculé, allongé, avec plusieurs constrictions irrégulièrement placées sur toute sa longueur. Surface finement poreuse et lisse. Cavité pseudogastrique longue et étroite, à bords irréguliers s'élargissant faiblement de la base au sommet, sans organisation particulière de la paroi. Canaux inhalants bifurqués disposés obliquement par rapport à la paroi et à la cavité pseudogastrique. Apex aplati. Oscule rond ni déprimé ni saillant, entouré de canaux radiaires superficiels ramifiés. Structure squelettique dense fibro-radiée. Les spicules sont uniquement des rhizoclones. Il n'y a pas de différenciation d'un squelette cortical particulier.

Description : Celle de l'espèce-type.

Comparaisons : Le nouveau genre diffère de *Cnemidiastrum* Zittel, 1878, par sa taille importante et sa forme irrégulière. Il se distingue de *Scytalia* Zittel, 1878, Rhizomorine voisine par son étroite cavité pseudogastrique, grâce à son sommet aplati et non arrondi ou conique, à la continuité de sa cavité pseudogastrique et non à sa subdivision en petits canaux dans le pédoncule (voir Moret, 1926 : 97), à des pores inhalants irréguliers et non disposés en bandes concentriques, et à une structure fibro-radiée et non compacte. Il diffère de *Coelocorypha* Zittel, 1878, par sa cavité pseudogastrique plus longue et ses canaux obliques et non perpendiculaires, et de *Stachyspongia* Zittel, 1878, très proche également, par son contour renflé et sans diverticules coniques organisés en zones régulièrement mamelonnées et déprimées.

Répartition : Tortonien de Pliego et de Tercia.

Cucumaltina placocephalus n. gen. n. sp.
(Pl. VII, 1-5)

v. 1984 — *Cucumaltina placocephalus* Brimaud, p. 425, pl. 16, fig. 3-4 (*nomen nudum*).
v. 1985 — *Cucumaltina placocephalus* : Brimaud et Vachard, p. 8 (N.F.) (*nomen nudum*).

Origine du nom : Du grec πλάξ, surface plane, et κεφαλή, tête ; à tête plate.
Matériel : Holotype, IPM R6960 (pl. VII, 1) ; paratypes, IPM R6961-R6962 (pl. VII, 3-5) ; paratypoïdes : 22 ex.
Localité-type et étage-type : Pliego ; Tortonien, zone à Continuosa.

Diagnose : Celle du genre.

Description : Spongiaire allongé, droit ou quelque peu incurvé à pédoncule plus ou moins bien dégagé. Surface irrégulière, à bourrelets, mamelons, étranglements, et boursouflures diverses, mais sans ouvertures. Surface supérieure plane, perpendiculaire ou oblique par rapport à l'axe de croissance. Grand oscule entouré de canaux radiaires bien développés. Cavité pseudogastrique longue, continue et étroite ; canaux inhalants très réguliers et bien marqués la rejoignant sous des angles d'une trentaine de degrés environ. Les dimensions des individus sont les suivantes : 75-195 mm de haut (le plus souvent 115-145 mm) ; 37-94 mm de diamètre (le plus souvent 60-85 mm). Les oscules ont un diamètre de 7 à 9 mm, celui des canaux inhalants est de 0,5 mm. Les pédoncules, quand ils sont exprimés, mesurent en moyenne 30 mm de hauteur et de diamètre. Le réseau squelettique fibreux est souvent recristallisé en calcite.

Répartition : Tortonien de Pliego et Tercia.

Famille Jereopsidae de Laubenfels, 1955

Synonyme : Jereicidae Schrammen, 1924.

Définition : Formes en cône ou en massue pédonculée. Pores exhalants assez nombreux (aboutissement des apochètes) groupés dans une aire exhalante à la différence des Cnemidiastridae qui comportent une cavité pseudogastrique unique. Les pores peuvent être simples ou verruqueux selon les genres. Squelette, généralement fibro-radié, et formé de petits rhizoclones épineux.

Genres inclus : *Jereopsis* Pomel, 1872 (= *Jereica* Zittel, 1878) ; *Stichophyma* Pomel, 1872 ; *Pomelia* Zittel, 1878 ; *Pachysalax* Schrammen, 1910 ; *Moretispongia* Breistroffer, 1947 ; (?) *Jereicopsis* Lévi et Lévi, 1983.

Répartition : Crétacé inférieur — Actuel.

Genre **JEREOPSIS** Pomel, 1872, emend.

Espèce-type : *Jereopsis inaequalis* Pomel, 1872, SD de Laubenfels (1955).

Synonymes : *Jereopsidea* Pomel, 1872 ; *Jereica* Zittel, 1878 (= *Siphonia, Jerea, Polyjerea*, etc. pars ante 1878).

Définition : Formes de massue ou de sphère pédonculée. Pores inhalants petits et nombreux répartis sur toute la surface ; pores exhalants ouverts dans une cupule apicale plus ou moins profonde. Canaux exhalants (apochètes) groupés en faisceau central parallèle à l'axe de l'animal. Squelette fibro-radié à rhizoclones simples ou bifurqués, souvent en arc et finement ramifiés.

Discussion : Diverses Éponges du Miocène d'Algérie ont été décrites sous des noms variés par Pomel : trois noms déjà créés, *Jerea, Dichojerea* et *Polyjerea*, et deux noms nouveaux, *Jereopsis* et *Jereopsidea*, publiés dans cet ordre. De nombreux auteurs ont indiqué que les espèces de Pomel n'appartenaient en fait qu'à un seul genre, et les ont attribuées à *Jereica* (Zittel, 1878 : 127 ; Zeise, 1906 : 953, 958 ; Moret, 1921 : 149 ; Moret, 1924 : 11-12). Ce genre surtout crétacé s'est imposé, alors que *Jereopsis* disparaissait de la littérature à cause de son histoire trop compliquée. En effet, peu de temps après Pomel, Schmidt (1879) créait aussi un genre *Jereopsis*, sans aucun rapport avec le précédent, puisqu'il désignait une Tétracladine actuelle. Le genre de Schmidt est triplement invalide du fait de l'homonymie, de l'absence de diagnose et du manque de désignation spécifique. En 1888, Sollas remplace le taxon fautif de Schmidt par *Neosiphonia* qui est valide. Lévi et Lévi (1983 : 121), suite à une revue bibliographique, concluent : « Le genre *Jereopsis* a été créé deux fois, par Pomel (1872) et par Schmidt (1879), sans diagnose valable (...) il doit être abandonné ». Brimaud (1984 : 425-429) avait suivi cette conclusion. Cependant, une relecture approfondie de Pomel nous a montré que le genre *Jereopsis* était valide. Il a donc priorité sur *Jereica*. De Laubenfels était déjà parvenu à cette conclusion en 1955, mais il n'avait pas été suivi.

Le fait que *Jereopsis inaequalis* Pomel soit l'espèce-type désignée par de Laubenfels, oblige d'autre part à modifier certaines désignations spécifiques et subspécifiques utilisées dans la thèse de C. Brimaud, et à parler de *Jereopsis inaequalis inaequalis* Pomel, 1872, emend., *J. inaequalis clavaeformis* (Pomel, 1872) emend., *J. inaequalis didyma* (Pomel, 1872) emend., *J. fastigiata* n. sp.

Répartition : Crétacé supérieur (Cénomanien) — Miocène supérieur (Tortonien).

Jereopsis inaequalis Pomel, 1872

L'espèce a déjà été amendée par Moret (1924 : 12) qui en a montré la grande variation morphologique, et a mis en synonymie les nombreuses dénominations spécifiques de Pomel. C. Brimaud (1984 : 426) avait admis cette façon de voir en conférant aux taxons de Moret une nomenclature correcte : *Jereica clavaeformis clavaeformis* (Pomel, 1872) remplaçait *Jereica clavaeformis* (Pomel, 1872) de Moret, 1924 ; *Jereica clavaeformis jereopsiformis* n. subsp. remplaçait *Jereica clavaeformis* forme *Jereopsis* de Moret, 1924 ; et *Jereica clavaeformis polypartita* Moret, 1924, *J. clavaeformis* forme *polypartita* de Moret, 1924. Or la prise en considération de *Jereopsis* comme genre valide modifie complètement cette nomenclature. En effet, *Jereopsis inaequalis* Pomel était placé par Moret (voir ci-dessous) dans la synonymie de *Jereica clavaeformis* forme *Jereopsis* ; il reprend donc tous ses droits, et les deux autres sous-espèces deviennent des sous-espèces de *Jereopsis inaequalis*

et non de *Jereica clavaeformis*. Les trois taxons indiqués plus haut devront donc s'appeler respectivement :

— *Jereopsis inaequalis inaequalis* Pomel, 1872, emend. ;
— *Jereopsis inaequalis clavaeformis* (Pomel, 1872) emend. ;
— *Jereopsis inaequalis didyma* (Pomel, 1872) emend.

Dans ce dernier cas, il n'est pas nécessaire d'utiliser le nom créé par Moret, *polypartita*, puisqu'un taxon de Pomel mis en synonymie par Moret lui-même, *didyma*, a priorité.

Jereopsis inaequalis inaequalis Pomel, 1872
(Pl. VII, 6 ; pl. VIII, 1-3 ; pl. IX, 1)

1872 — *Jereopsis inaequalis* Pomel, p. 178-179, pl. 16, fig. 5.
1872 — *Jereopsis clavata* Pomel, p. 179, pl. 16, fig. 1.
1872 — *Jereopsis emarginata* Pomel, p. 180-181, pl. 16, fig. 2.
1872 — *Jereopsis obliqua* Pomel, p. 181, pl. 16, fig. 4.
1872 — *Jereopsis scrobiculata* Pomel, p. 181-182, pl. 16, fig. 6.
1872 — *Jereopsis cribrosa* Pomel, p. 182-183, pl. 16, fig. 3.
1872 — *Jereopsis verrucosa* Pomel, p. 183, pl. 9, fig. 1.
1872 — *Jereopsis rudis* Pomel, p. 184, pl. 9, fig. 2.
1872 — *Jereopsis obconica* Pomel, p. 184, pl. 8, fig. 3.
1872 — *Jereopsis ambigua* Pomel, p. 185, pl. 14, fig. 2.
1872 — *Jereopsis turbinata* Pomel, p. 185, pl. 14, fig. 3.
1872 — *Jereopsis cavata* Pomel, p. 185-186, pl. 14, fig. 6.
1872 — *Jereopsis patera* Pomel, p. 186-187, pl. 15, fig. 1.
1872 — *Jereopsis aberrans* Pomel, p. 187, pl. 9, fig. 3.
p. 1872 — *Jereopsis sobolifera* Pomel, p. 187-188, pl. 17, fig. 1 (non pl. 4 ter, fig. 4 : ssp. *didyma*).
1924 — *Jereica clavaeformis* forme *Jereopsis* : Moret, p. 12-13, pl. 1, fig. 3-4.
v. 1984 — *Jereica clavaeformis jereopsiformis* Brimaud, p. 427-428, pl. 17, fig. 2 (*nomen nudum*).

Définition : La sous-espèce éponyme a une forme de massue très irrégulière, pédonculée, avec des prolongements stalactiformes, un apex évasé et une cupule apicale assez mal définie ; les pores inhalants, disposés à la surface, peuvent être plus nombreux sur les boursouflures. Squelette constitué de rhizoclones disposés en réseau compact ou fibro-radié.

La sous-espèce se distingue des deux autres (*clavaeformis* et *didyma*) par son irrégularité, la forme de la cupule apicale variable, la section plus allongée des pores dans la cupule. Les dimensions sont les suivantes : 60-128 × 39-60 × 34-61 mm ; la cupule mesure 11-38 × 10-18 mm.

Répartition : Assez commun dans le Tortonien de la Sierra Tercia ; très rare dans le Tortonien de Pliego et d'Almeria ; « Cartennien » d'Algérie.

Jereopsis inaequalis clavaeformis (Pomel, 1872)
(Pl. VII, 7 ; pl. VIII, 4)

1872 — *Jerea clavaeformis* Pomel, p. 162-164, pl. 4, fig. 2.
1872 — *Jerea gibbera* Pomel, p. 164, pl. 4, fig. 1.
1872 — *Jerea fossulata* Pomel, p. 164-165, pl. 4 bis, fig. 1.
1872 — *Jerea obesa* Pomel, p. 165-166, pl. 4 bis, fig. 7.
1872 — *Jerea uber* Pomel, p. 166, pl. 18, fig. 4.
1872 — *Jerea acerra* Pomel, p. 167, pl. 18, fig. 3.
1872 — *Jerea curta* Pomel, p. 167, pl. 4 bis, fig. 2.
1872 — *Jerea inflata* Pomel, p. 168, pl. 4 bis, fig. 8.
1872 — *Jerea obsita* Pomel, p. 168-169, pl. 4, fig. 3 ; pl. 4 bis, fig. 3.
1872 — *Jerea obconica* Pomel, p. 169, pl. 18, fig. 2.
1872 — *Jerea feda* Pomel, p. 169-170, pl. 4 ter, fig. 2.
1872 — *Jerea tuberiformis* Pomel, p. 170, pl. 4 bis, fig. 5 ; pl. 4 ter, fig. 3.
1872 — *Jerea meta* Pomel, p. 171, pl. 18, fig. 5.
1872 — *Jerea rhopaloides* Pomel, p. 171-172, pl. 4, fig. 4-5 ; pl. 18, fig. 6.
1872 — *Jerea latipes* Pomel, p. 172, pl. 4 bis, fig. 4.
1872 — *Jerea lateralis* Pomel, p. 173, pl. 4 ter, fig. 1.
1872 — *Jereopsis cupulata* Pomel, p. 179-180, pl. 4 bis, fig. 6.
1872 — *Jereopsis tuberosa* Pomel, p. 182, pl. 18, fig. 1.
1924 — *Jereica clavaeformis* : Moret, p. 12, pl. 1, fig. 5 ; pl. 2, fig. 2-3 ; fig. 1 in texte p. 12.
v. 1984 — *Jereica clavaeformis clavaeformis* : Brimaud, p. 426-427, pl. 17, fig. 1.

Description : Éponge cylindrique ou en massue, rarement épatée à la base. Apochètes verticaux s'ouvrant dans une cupule apicale faiblement déprimée et à section régulièrement arrondie. Les dimensions sont les suivantes : 45-130 × 30-80 × 29-55 mm, pour une cupule de 12-18 × 5-9 mm. Une petite part du matériel (7 échantillons) a une forme plus cylindrique de 30-40 mm de long sur 10-14 mm de large. Le squelette est compact ou fibro-radié selon les individus. La calcification secondaire des fibres est importante.

Répartition : Tortonien de Pliego, Sorbas et Tercia ; « Cartennien » d'Algérie.

Jereopsis inaequalis didyma (Pomel, 1872)
(Pl. VIII, 5-6 ; pl. IX, 2)

1872 — *Polyjerea didyma* Pomel, p. 174-175, pl. 4 ter, fig. 5.
1872 — *Polyjerea ambigua* Pomel, p. 175, pl. 4 ter, fig. 6.
1872 — *Dichojerea compressa* Pomel, p. 176-177, pl. 4 ter, fig. 7.
1872 — *Dichojerea crassa* Pomel, p. 177, pl. 4 ter, fig. 8.
p. 1872 — *Jereopsis sobolifera* Pomel, p. 187, pl. 4 ter, fig. 4 (non pl. 17, fig. 1 : *inaequalis inaequalis*).
1924 — *Jereica clavaeformis* forme *polypartita* : Moret, p. 13 (N.F.).
v. 1978 — *Doryderma* sp. : Ott d'Estevou et Termier, p. 316 (N.F.).
v. 1981 — *Doryderma* sp. : Ott d'Estevou, Termier et Termier, p. 73, pl. 8, fig. 4.
v. 1984 — *Jereica clavaeformis polypartita* : Brimaud, p. 428-429 (N.F.).

Description : Ce sont des Éponges composées d'individus semblables à *J. inaequalis clavaeformis*, mais qui sont tri- ou bifurquées, avec des branches néoformées plus ou moins accolées les unes aux autres. En Espagne, c'est partout une forme rare ; elle est un peu plus abondante à Sorbas, où, d'ailleurs, les formes rameuses sont également plus fréquentes chez les Hexactinellides *Laocaetis*.

Enfin, nous avons pu consulter l'exemplaire attribué récemment à *Doryderma* ; il semble hors de doute qu'il appartienne à *Jereopsis inaequalis didyma*.

Les exemplaires mesurent : 50-103 × 38-72 × 19-35 mm.

Répartition : Tortonien de Pliego ; « Cartennien » d'Algérie.

Jereopsis fastigiata n. sp.

(Pl. IX, 3-6)

v. 1984 — *Jereica fastigiata* Brimaud, p. 429, pl. 17, fig. 3-4 (*nomen nudum*).

Origine du nom : Du latin *fastigiatus*, qui se termine en pointe.

Matériel : Holotype, IPM R6963 (pl. IX, 3) ; paratypes, IPM R6964-R6965 (pl. IX, 4-6) ; paratypoïdes : 15 ex.

Localité-type et étage-type : Pliego ; Tortonien, zone à Continuosa.

Diagnose : *Jereopsis* en forme de courgette, faiblement pédonculé, sans cupule exhalante et à rhizoclones disposés en réseau compact.

Description : Formes en massue ou en courgette assez constantes, présentant un court pédoncule bifurqué ou unique. Les dimensions sont : 114-155 × 56-73 × 50-65 mm. Surface lisse avec petits pores inhalants. A l'apex, arrondi, aboutissent les nombreux apochètes centraux verticaux qui traversent tout le corps de l'animal. Canaux inhalants obliques sans disposition particulière. En section longitudinale ou transverse, on observe les apochètes (1-2 mm de diamètre), et souvent un nodule rognonneux de silice plus ou moins développé au centre de l'animal. Les rhizoclones épineux, assez réguliers, mesurent environ 200 à 250 microns de long.

Comparaison : L'espèce n'est présente qu'à Pliego. Elle se distingue de toutes les espèces du genre actuellement connues par sa grande taille, son extrémité pointue et l'absence de tissu fibro-radié.

Répartition : Tortonien de Pliego.

Sous-ordre MEGAMORINA Zittel, 1878

Famille Pleromidae Sollas, 1888

Définition : Desmes monocrépides lisses, non tuberculés, arqués, à épirhabdes munis de cupules articulaires en forme de cuillerons par lesquels ils se réunissent aux desmes voisins (réseau fragile).

Répartition : Cénomanien — Actuel.

Genre **PLEROMA** Sollas, 1888

Espèce-type : *Pleroma turbinatum* Sollas, 1888, SD de Laubenfels (1955).

Synonymes : ? *Lyidium* Schmidt, 1870 ; ? *Propleroma* Moret, 1926.

Définition : Spiculation composée de desmes mégaclones, de dichotriaènes, spirasters et microxes.

Répartition : ? Crétacé supérieur de France et d'Angleterre. Actuel (Fidji, Nouvelle-Calédonie, ? Cuba).

Pleroma leviorum n. sp.
(Pl. IX, 7)

v. 1984 — *Pleroma* sp. : Brimaud, p. 433, pl. II, fig. 13.

Origine du nom : Dédié à M. et Mme Lévi, spécialistes des Spongiaires actuels.
Matériel : Holotype, IPM R6966 (pl. IX, 7) ; paratypoïdes : 50 spicules environ.
Localité-type et étage-type : Pliego ; Tortonien, zone à Continuosa.

Diagnose : Spicules monocrépides mégaclones, avec extrémités des clones en ventouse.

Description : Les spicules sont disséminés dans les marnes tortoniennes. Ils ont les dimensions suivantes : 0,15 mm de diamètre ; 0,45 mm de longueur ; le diamètre des zygoses est de 0,20 mm.

Répartition : Tortonien de Pliego.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bergquist, P. R., 1978. — Sponges. Londres, Hutchinson édit. : 1-268.

Bidder, G. P., 1923. — The relation of the form of a Sponge to its currents. *Q. J. microsc. Sci.*, **67** : 293-323.

Bizon, G., & J. J. Bizon, 1972. — Atlas des principaux Foraminifères planctoniques du bassin Méditerranéen : Oligocène à Quaternaire. Paris, Édit. Technip. : 1-316.

Bocage, J. V., 1869. — Éponges siliceuses nouvelles de Portugal et de l'île Saint-Iago (archipel de Cap-Vert). *Jorn. Sci. math. phys. nat.*, **2** : 159-162, pl. 10-11.

Breistroffer, M., 1947. — Notes de Nomenclature paléozoologique. *P.-v. Séanc. mens. Soc. scient. Dauphiné*, **195**.

Brien, P., C. Lévi, M. Sarà, O. Tuzet & J. Vacelet, 1973. — Spongiaires, fasc. 1 : anatomie, physiologie, systématique, écologie. *In* : P. P. Grassé (éd.), Traité de Zoologie, anatomie, systématique, biologie. Paris, Masson édit. : 1-716, 485 fig.

BRIEND, M., 1981. — Évolution morpho-tectonique du bassin néogène de Huercal-Overa (Cordillères bétiques orientales, Espagne). *Docums Trav. IGAL, Paris*, **4** : 1-208, 81 fig., 1 carte h.-t.

BRIMAUD, C., 1984. — Étude biosédimentologique des gisements à Spongiaires du Tortonien des Cordillères bétiques orientales. Thèse Univ. Marseille, 1 vol. de texte : 1-482 ; 1 vol. de pl. : 1-22 (inédit).

BRIMAUD, C., & D. VACHARD, 1985. — Indications paléoécologiques fournies par les Spongiaires du Miocène supérieur d'Espagne. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **7**, C, (1) : 3-11, 4 fig.

CARTER, H. J., 1873. — On the Hexactinellidae and Lithistidae. *Ann. Mag. nat. Hist.*, **4** (12) : 439.

COLALONGO, M. L., A. DI GRANDE, S. D'ONOFRIO, L. GIANELLI, S. IACCARINO, R. MAZZEI, M. ROMEO & G. SALVATORINI, 1979. — Stratigraphy of the Late Miocene Italian sections straddling the Tortonian-Messinian boundary. *Boll. Soc. paleont. ital.*, **18** (2) : 258-302, pl. 1-12, 7 fig., 9 tabl.

DEFRETIN, S., 1960. — Contribution à l'étude des Spongiaires siliceux du Crétacé du Nord de la France. Thèse Doctorat Lille, 1958. Gap, Imprim. Louis-Jean : 1-178, 27 pl.

DI STEFANI, C., 1920. — Silicospongie fossili della Liguria occidentale. *R. Accad. naz. di Lincei*, 1920-21.

D'ONOFRIO, S., L. GIANNELLI, S. IACCARINO, E. MORLOTTI, M. ROMEO, G. SALVATORINI, M. SAMPO & R. SPOVIERI, 1975. — Planktonic Foraminifera of the Upper Miocene from some Italian sections and the problem of the lower boundary of the Messinian. *Boll. Soc. paleont. Ital.*, **14** (2) : 177-196, 4 fig., 5 pl.

EGELER, C. G., & J. M. FONTBOTÉ, 1976. — Aperçu géologique sur les parties centrale et orientale des Cordillères bétiques. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7, **18** (3) : 571-582.

Escarmed, Groupe, 1982. — Données nouvelles sur les marges du bassin Ionien profond (Méditerranée orientale) ; résultat des campagnes Escarmed. *Revue IFP*, **37** (6) : 713-731.

GOLDFUSS, G. A., 1833. — *Petrefacta Germaniae*. Musei Univ. reg. Brussicae Rhem Bonn., Düsseldorf (1826-1833).

GRAY, J. E., 1867. — Notes on the arrangement of Sponges, with the description of some new genera. *Proc. zool. Soc. Lond.* : 492-558.

HENTSCHEL, E., 1923. — Porifera. *In* : Handbuch der Zoologie. W. Kükenthal. Berlin, **5** : 307-418.

IJIMA, I., 1927. — The Hexactinellida of the Siboga Expedition. *Siboga Exped.*, 8 : 1-383, 26 pl.

KEITH RIGBY, J., 1981. — The Sponge fauna of the Eocene Castel Hayne Limestone from East-Central North Carolina. *Tulane Stud. Geol. Paleont.*, **16** (4) : 123-144, 4 fig., 3 pl.

LABOREL, J., J. M. PERÈS, J. PICARD & J. VACELET, 1961. — Étude directe des fonds des parages de Marseille de 30 à 300 m avec la soucoupe plongeante Cousteau. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, **1206** : 1-16, 5 pl.

LAGNEAU-HÉRENGER, L., 1962. — Contribution à l'étude des Spongiaires siliceux du Crétacé inférieur. *Mém. Soc. géol. Fr.*, **95** : 1-252, pl. 1-16.

LAMARCK, J. B., 1815. — Suite des Polypiers empâtés : Tethie, Alcyon, Géodie, Botrylle et Polycycle. *Mém. Mus. Hist. nat., Paris*, **1** : 69-80, 162-168, 331-340.

LAUBENFELS, M. W. DE, 1936. — A discussion of the sponge fauna of Dry Tortugas in particular, and the West Indies in general, with material for a revision of the families and orders of the Porifera. Carnegie Inst. Washington, Publ. 467 : 1-225, pl. 1-22.

— 1955. — Porifera. *In* : R. C. MOORE, Treatise on Invertebrate Paleontology. Lawrence, Kansas Univ. Press. Part E : 21-122.

LENDENFELD, R. VON, 1903. — Tetraxonia. *Das Tierreich*, **19** : 1-168.

— 1910. — The Sponges ; 1. The Geodiidae. *Mem. Mus. comp. Zool. Harv.*, **41** (1) : 1-259.

LÉVI, C., 1957. — Ontogeny and systematics in sponges. *Syst. Zool.*, **6** : 174-183.

— 1964. — Spongiaires des zones bathyale, abyssale et hadale. *Galathea Rep.*, **7** : 63-112, pl. 2-11.

— 1973. — Systématique de la classe des Demospongiara (Démosponges). *In* : P. P. Grassé (éd.), Traité de Zoologie, tome III : Spongiaires. Paris, Masson édit. : 577-631.

Lévi, C., & P. Lévi, 1983. — Éponges Tétractinellides et Lithistides bathyales de Nouvelle-Calédonie. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **5**, A, (1) : 101-168, 29 fig., 13 pl.

Malfatti, P., 1900. — Contributo alla Spongiofauna del Cenozoico italiano. *Paleontogr. ital.*, **6** : 267-302, pl. 20-25.

Manzoni, A., 1880. — Spugne silicee della Molassa miocenica del Bolognese. *Atti Soc. tosc. Sci. nat.*, Pisa, **5** : 173-176, pl. 8.

Mazetti, G., & A. Manzoni, 1879. — Le spugne fossili di Montese. *Atti Soc. tosc. Sci. nat.*, Pisa, **4** : 57-65, pl. 8-9.

Melières, F., W. D. Nesteroff & Y. Lancelot, 1970. — Étude photographique des fonds du Golfe de Cadix. *Cahiers Océanogr.*, **22** : 63-72.

Miller, S. A., 1889. — North American geology and paleontology. Cincinnati, Ohio : 152-167.

Moret, L., 1921. — Révision du genre *Jereica* Zittel (Éponge Lithistide crétacée) ; sur le tissu fibreux des Rhizomorines et des Pharétrones. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 4e sér., **21** (4-6) : 125-151, pl. 6-7.

— 1924. — Contribution à l'étude des Spongiaires siliceux d'Algérie. *Mém. Soc. géol. Fr.*, **1** : 1-25, 4 pl.

— 1926. — Contribution à l'étude des Spongiaires siliceux du Crétacé supérieur français. *Mém. Soc. géol. Fr.*, 5e sér., **2** (4) : 1-120, pl. 1-10 ; **3** (1) : 121-338, pl. 11-24.

— 1928. — Spongiaires siliceux du Callovien de La Voulte-sur-Rhône (Ardèche). *Trav. Lab. Géol. Univ. Lyon*, **13** (2) : 123-136, 29 fig., pl. 6-9.

Orbigny, A. d', 1849. — Cours élémentaire de Paléontologie et de Géologie.

Ott d'Estevou, P., & G. Termier, 1978. — Étude préliminaire des Spongiaires tortoniens du bassin de Sorbas (Espagne méridionale) ; indications bathymétriques. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7e sér., **20** (3) : 315-318, 3 fig.

Ott d'Estevou, P., G. Termier & H. Termier, 1981. — La spongiofaune néogène de Sorbas (Andalousie orientale, Espagne). *Géol. Médit.*, **8** (2) : 61-78, 3 fig., 8 pl.

Pomel, A., 1872. — Paléontologie ou description des animaux fossiles de la province d'Oran. 5e fasc. : Spongiaires. Oran, A. Perrier édit. : 1-256, 36 pl.

Quenstedt, F. A., 1877-1878. — Petrefactenkunde Deutschlands, Bd. 5 Schwämme. Leipzig : 1-448.

Roemer, F. A., 1841. — Die Versteinerungen des norddeutschen Kreidegebirges.

— 1864. — Die Spongitarien des norddeutschen Kreidegebirges. *Palaeontographica*, **13** : 1-64.

Schmidt, O., 1870. — Grundzüge eine Spongien-Fauna des atlantischen Gebietes. Leipzig : 1-88, 6 pl.

— 1879. — I Die Spongien des Meerbusens von Mexico. Iéna, Fischer : 1-32.

Schrammen, A., 1901. — Neue Kieselschwämme aus der oberen Kreide. *Mitt. Roemermus. Hildescheim*, **14** : 1-26.

— 1910-1912. — Die Kieselspongien der oberen Kreide von Nordwestdeutschland. 1 Teil : Tetrataxonia, Monaxonia und Silicea incert. sedis ; 2 Teil : Hexactinellida. *Paleontographica*, supp. **5** : 1-175, 26 pl., 8 fig.

— 1924. — Kieselspongien der oberen Kreide von Nordwestdeutschland. III und letzter Teil. *Monogrn Geol. Paläont.*, Tübingen, **1**, (2) : 1-151, 17 pl.

— 1936. — Die Kieselspongien der oberen Jura von Süddeutschland. *Palaeontographica*, **84** : 1-194.

Schulze, F. E., 1887. — Report on the Hexactinellidae. *Rep. Challenger Soc.*, Zoology, **21** : 1-514, 104 pl., 1 carte.

SERRANO-LOZANO, F., 1979. — Los foraminíferos planctónicos del Mioceno superior de la cuenca de Ronda y su comparación con las otras areas de las Cordilleras Beticas. Tesis Univ. Malaga : 1-272, 40 pl.

SOLLAS, W. J., 1888. — Report on the Tetractinellida. *Rep. Challenger Soc.*, Zoology, **25** : 1-458, 44 pl.

TOPSENT, E., 1898. — Éponges nouvelles des Açores (première série). *Mém. Soc. zool. Fr.*, **11** : 225-255, 2 fig.

— 1928. — Spongiaires de l'Atlantique et de la Méditerranée provenant des croisières du Prince Albert 1er de Monaco. *Résult. Camp. scient. Prince Albert I Monaco*, **74** : 1-376.

VACELET, J., 1969. — Éponges de la roche du large et de l'étage bathyal de Méditerranée (récoltes de la soucoupe plongeante Cousteau et dragages). *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, A (Zoologie), **49**, (2) : 1-219, 54 fig., 4 pl.

VACELET, J., & P. VASSEUR, 1977. — Sponge distribution in coral reefs and related areas in the vicinity of Tulear (Madagascar). *Proc. third Int. Coral Reef Symp.*, Miami : 113-117.

VACHARD, D., & C. BRIMAUD, 1986. — Paléoenvironnements des Spongiaires miocènes d'Espagne. 3è Simposo Ecol. e Paleoecol. Comm. Bentoniche, Catania (à paraître).

VAN HINTE, J. E., J. P. COLIN & R. LEHMANN, 1980. — Micropaleontologic record on the Messinian event at Esso Libya Inc. Well B 1-NC 35 A on the Pelagian Platform. *In* M. J. SALEM, & M. T. BUSREWIL, The Geology of Libya. Academic Press : 205-243, 12 pl.

ZEISE, O., 1906. — Uber die miocäne Spongienfauna Algeriens. *Sitz. Kon. Preuss. Ak. Wiss.*, 1906 : 941-961.

ZITTEL, K. A., 1878. — Studien über fossile Spongien ; I, II, III. *Abh. bayer. Akad. Wiss.*, math.-naturw. Kl., **2** (13) : 1-63, 1-138, pl. 11-12.

PLANCHE I

1-4. — *Geodia avicula* n. sp. :

1. Holotype ; vue de dessus montrant les faisceaux de triaènes et d'oxes, les sterrasters (s) et la cavité préosculaire (p). Tortonien d'Ulea (zone à Humerosa ?). IPM R6936. × 1,05.
2. Paratype ; échantillon à bordure irrégulière, présentant de nombreux oxes et ayant fourni les lames minces illustrées figures 3 et 4. Tortonien de Pliego (zone à Continuosa). IPM R6937. × 1,1.
3. Paratype ; détail des oxes, canal axial assez bien conservé. Tortonien de Pliego (zone à Continuosa). IPM R6937. × 78.
4. Paratype ; aspect général des spicules détaillés figure 3. Tortonien de Pliego (zone à Continuosa). IPM R6937. × 12.

5-8. — *Discodermia polytylostoma* n. sp. Tortonien de Pliego (zone à Continuosa) :

5. Holotype ; vue fronto-apicale d'une colonie réunissant trois individus en forme de figue. IPM R6938. × 0,8.
6. Vue apicale de l'holotype ; on distingue un oscule qu'entourent quelques canaux radiaires. IPM R6938. × 0,8.
7. Paratype ; colonie présentant 6 ou 7 individus réunis par une base commune. IPM R6939. × 0,7.
8. Paratype ; détail de la figure 7 montrant l'aspect de surface du réseau et des tétraclones. IPM R6939. × 1,05.

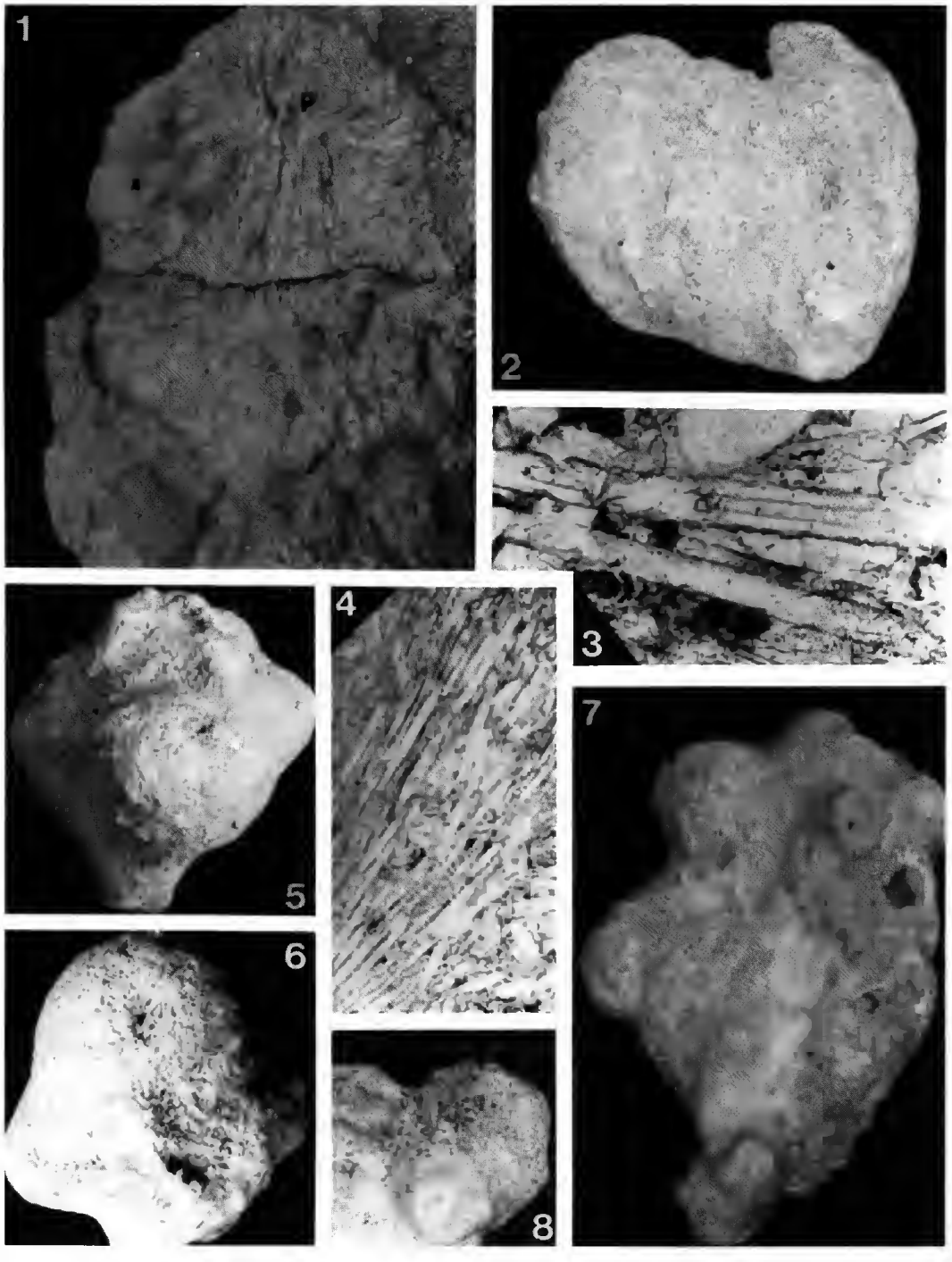


PLANCHE I

PLANCHE II

1. — *Discodermia polytylostoma* n. sp. : Paratype ; détail de la disposition des spicules tétraxones et de leur association dans le réseau squelettique. Tortonien de Pliego (zone à Continuosa). IPM R6940. × 100.

2-4. — *Pliegatella genovefae* n. gen. n. sp., Tortonien de Pliego (zone à Continuosa) :

2. Holotype ; forme irrégulière ; plusieurs faces apicales (à droite et en haut) ; gros spicules visibles à l'œil nu (à gauche). IPM R6941. × 0,95.

3. Paratype ; pédoncule de fixation en bas à droite ; croissance irrégulière à plusieurs têtes aplaties ou bombées. IPM R6942. × 0,6.

4. Paratype ; aspect de surface du réseau à gros tétraclones. IPM R6943. × 2,5.

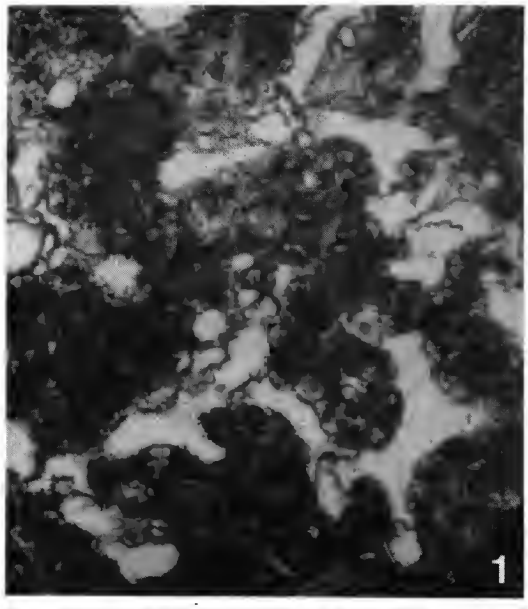


PLANCHE II

PLANCHE III

1-5. — *Pliegatella genovefae* n. gen. n. sp. :

1. Paratype ; individu juvénile montrant le pédoncule, les gros spicules et une face apicale. Tortonien de Tercia (zone à Continuosa ?). IPM R6944. × 1,1.
2. Paratype ; individu juvénile montrant les apochètes ; la forme en massue est assez atypique. Tortonien de Tercia (zone à Continuosa ?). IPM R6945. × 1,1.
3. Paratype ; aspect du réseau et des canaux après légère attaque à l'acide. Tortonien de Pliego (zone à Continuosa). IPM R6946. × 4.
4. Paratype ; aspect du réseau en lame mince ; il présente de nombreux gros tétraclones et quelques dicranoclones lisses ou verruqueux (d). Tortonien de Pliego (zone à Continuosa). IPM R6947. × 12.
5. Paratype ; zygoses très développées de deux gros spicules verruqueux : le premier est un tétraclone typique (1) ; le second présente au moins deux branches et un bouton polaire (2). Tortonien de Pliego (zone à Continuosa). IPM R6948. × 78.

6-8. — *Trachydictya pomeli* n. sp.:

6. Holotype ; vue latérale ; les fibres sont nettes sur toute la surface. Tortonien d'Almeria (zone à Obliquus extremus). IPM R6949. × 1,1.
7. Vue fronto-apicale de l'holotype ; aspect de la coupe. *Ibid.* IPM R6949. × 0,7.
8. Paratype ; individu cylindrique à base épatée. Tortonien de Sorbas (zone à Obliquus extremus). IPM R6950. × 1.

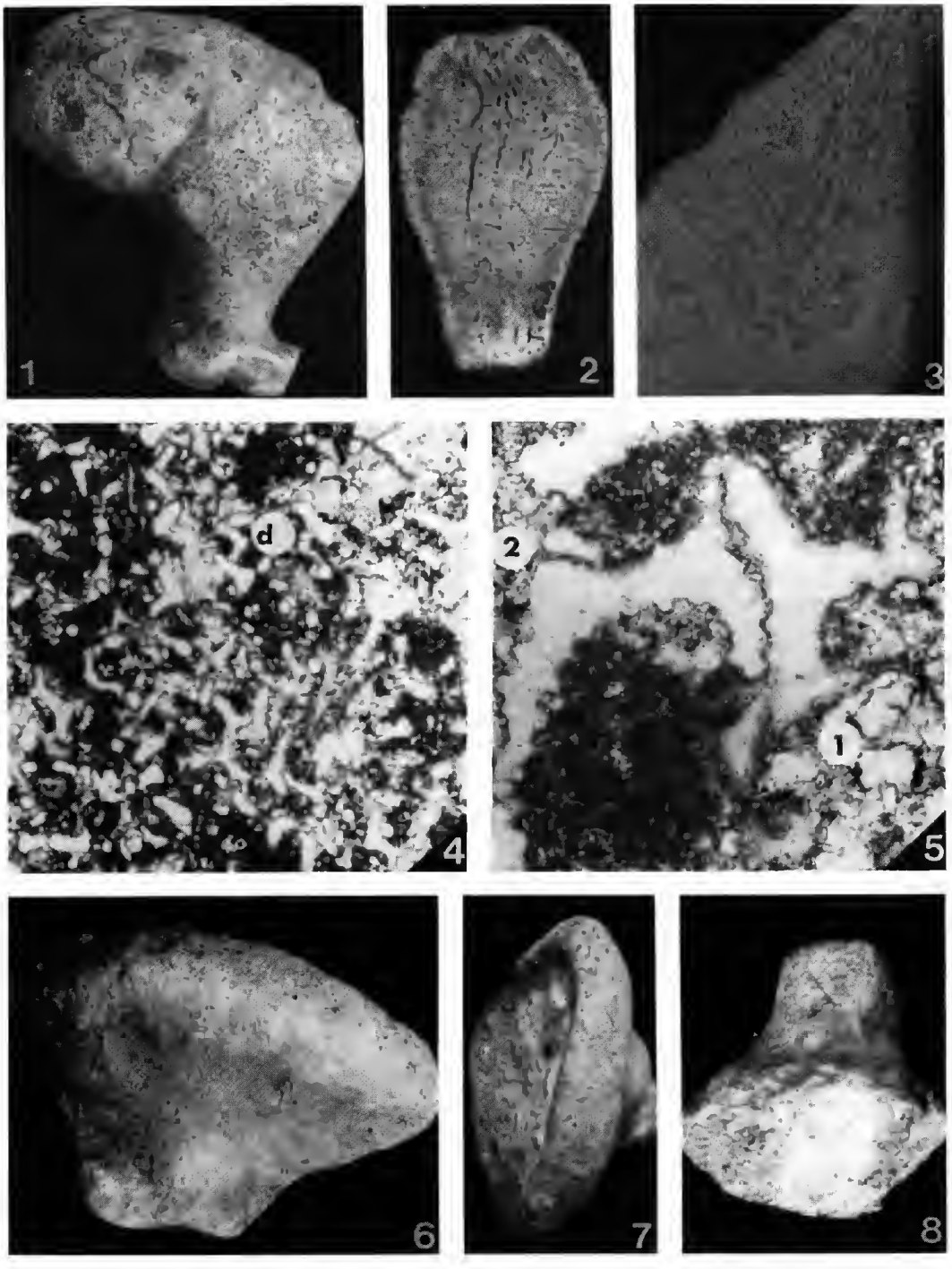


PLANCHE III

PLANCHE IV

1-3. — *Verruculina ambigua* Pomel 1872 :

1. Vue de dessus d'un individu adulte typique en forme d'oreille ; gros pores verruqueux exhalants à l'intérieur de la conque. Tortonien de Tercia (zone à Continuosa ?). Éch. T. 7.3. × 1,1.

2. Aspect du réseau ; squelette fibreux irrégulièrement réticulé fortement calcifié. Tortonien de Pliego (zone à Continuosa). Éch. P.7.5. × 12.

3. Détail d'un rhizoclone épineux encore siliceux. Tortonien de Pliego (zone à Continuosa). Éch. P. 7.5. × 78.

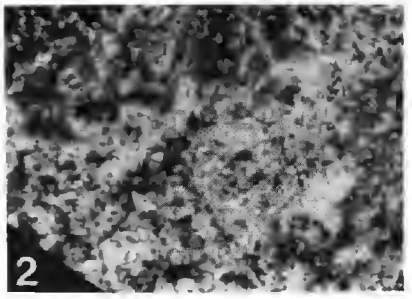
4. — *Pliobolia vermiculata* Pomel 1872 : un individu typique fixé sur une jeune *Verruculina ambigua* en forme de champignon. Tortonien de Tercia (zone à Continuosa ?). Éch. T.2.4. × 1.

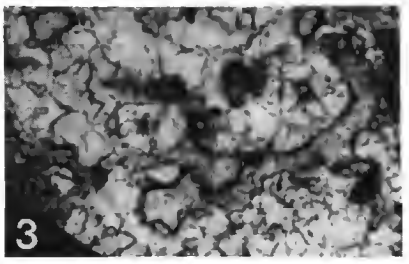
5-7. — *Plioboliopsis hispanica* n. gen. n. sp. :

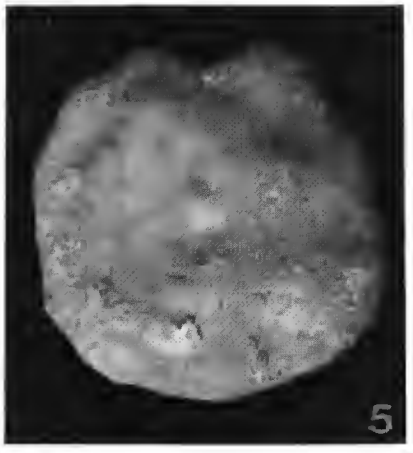
5. Holotype ; vue apicale. Tortonien d'Almeria (zone à Obliquus extremus). IPM R6951. × 0,6.

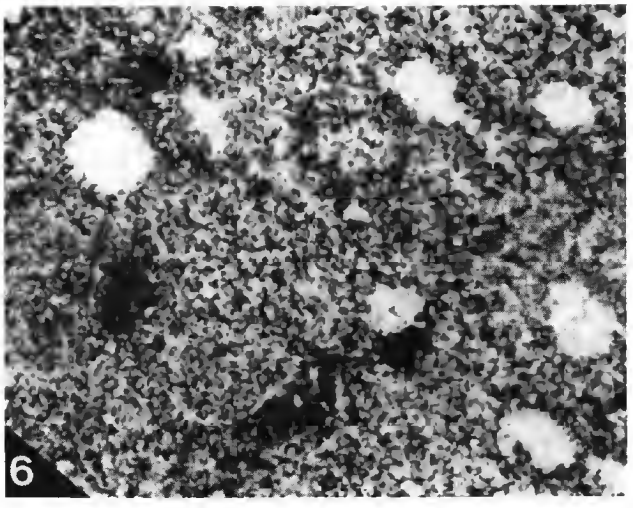
6. Paratype ; réseau et canaux ; les canaux inhalants recoupés transversalement sont remplis de sparite. Tortonien d'Almeria (zone à Obliquus extremus). IPM R6952. × 12.

7. Paratype ; vue apicale montrant l'aspect étoilé autour des ouvertures et possédant le réseau de la figure 6. Tortonien d'Almeria (zone à Obliquus extremus). IPM R6952. × 0,9.









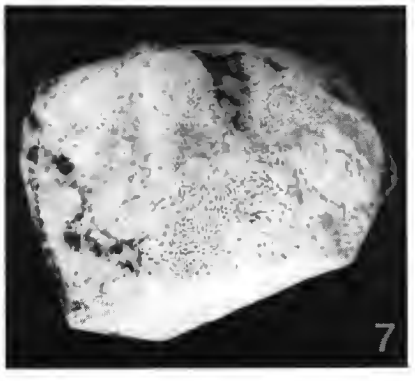
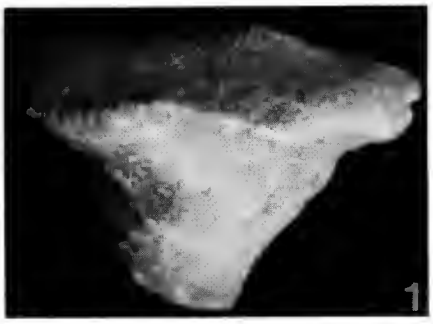


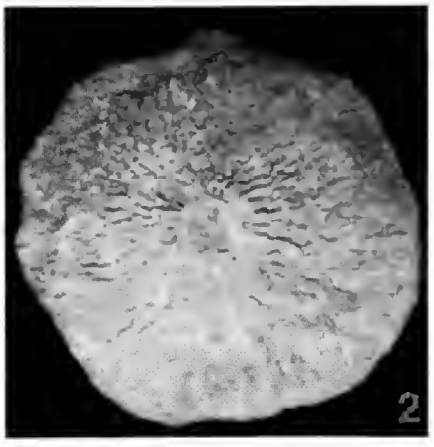
PLANCHE IV

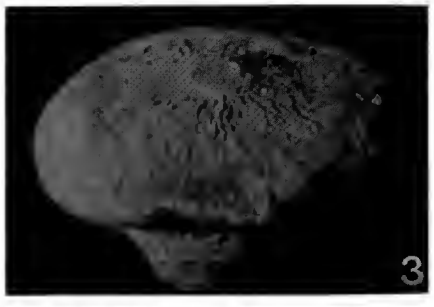
PLANCHE V

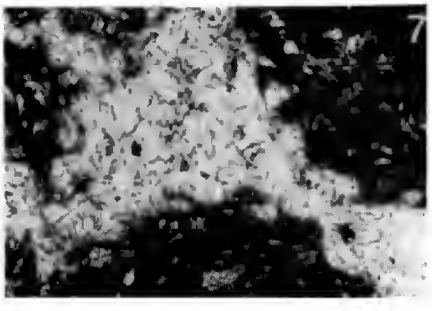
1-7. — *Cnemidiastrum almeriae* n. sp. :

1. Holotype ; vue latérale. Tortonien de Tercia (zone à Continuosa ?). IPM R6953. × 0,7.
2. Autre vue de l'holotype ; face apicale, oscule central, nombreux canaux radiaires. *Ibid.* IPM R6953. × 0,7.
3. Vue latéro-apicale de l'holotype. *Ibid.* IPM R6953. × 0,6.
4. Paratype ; individu bicéphale. Tortonien d'Almeria (zone à Obliquus extremus). IPM R6954. × 1,05.
5. Paratype ; face apicale et canaux radiaires d'un individu à face apicale bombée. Tortonien d'Almeria (zone à Obliquus extremus). IPM R6955. × 1,4.
6. Paratype ; réseau et système canalifère ; squelette constitué de petits rhizoclones réunis en fibres réticulées ; canaux inhalants anastomosés en sections longitudinales et tranverses. Tortonien d'Almeria (zone à Obliquus extremus). IPM R6956. × 12.
7. Paratype ; détail du réseau ; mailles constituées par la réunion de rhizoclones en fibres réticulées. *Ibid.* IPM R6956. × 78.









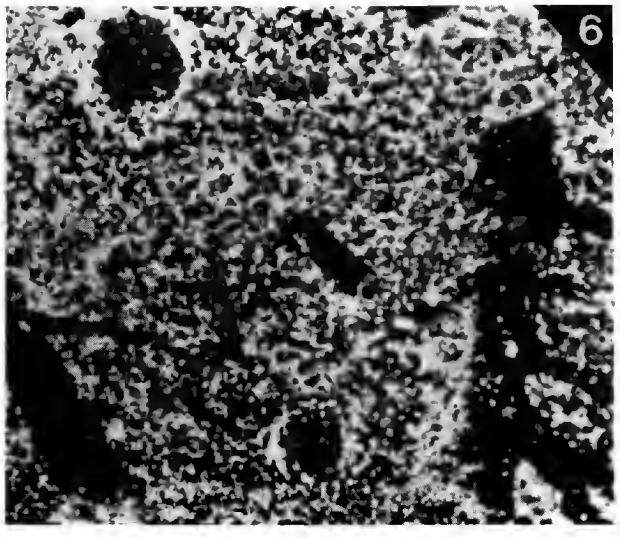


PLANCHE V

PLANCHE VI

1-6. — *Cnemidiastrum almeriae* n. sp. :

1. Paratype ; détail du réseau ; autre aspect d'une fibre. Tortonien d'Almeria (zone à Obliquus extremus). IPM R6956. × 78.
2. Paratype ; vue externe de l'individu bicéphale de la figure 3, montrant les zones de croissance et les canaux longitudinaux. Tortonien de Tercia (zone à Continuosa ?). IPM R6957. × 0,8.
3. Paratype ; individu bicéphale ; l'oscule de droite est bien visible, celui de gauche rempli de gangue est moins net. Tortonien de Tercia (zone à Continuosa ?). IPM R6957. × 0,85.
4. Paratype ; autre écophène à pédoncule bien marqué et anneau protubérant autour de l'oscule saillant. Tortonien d'Almeria (zone à Obliquus extremus). IPM R6958. × 1,3.
5. Paratype ; individu plus ramassé avec sutures assez nettes et bourrelets. Tortonien de Sorbas (zone à Obliquus extremus). IPM R6959. × 0,8.
6. Paratype ; face apicale de l'individu précédent ; oscule petit, déprimé, mais avec léger anneau en relief ; canaux radiaires. Tortonien de Sorbas (zone à Obliquus extremus). IPM R6959. × 1,3.

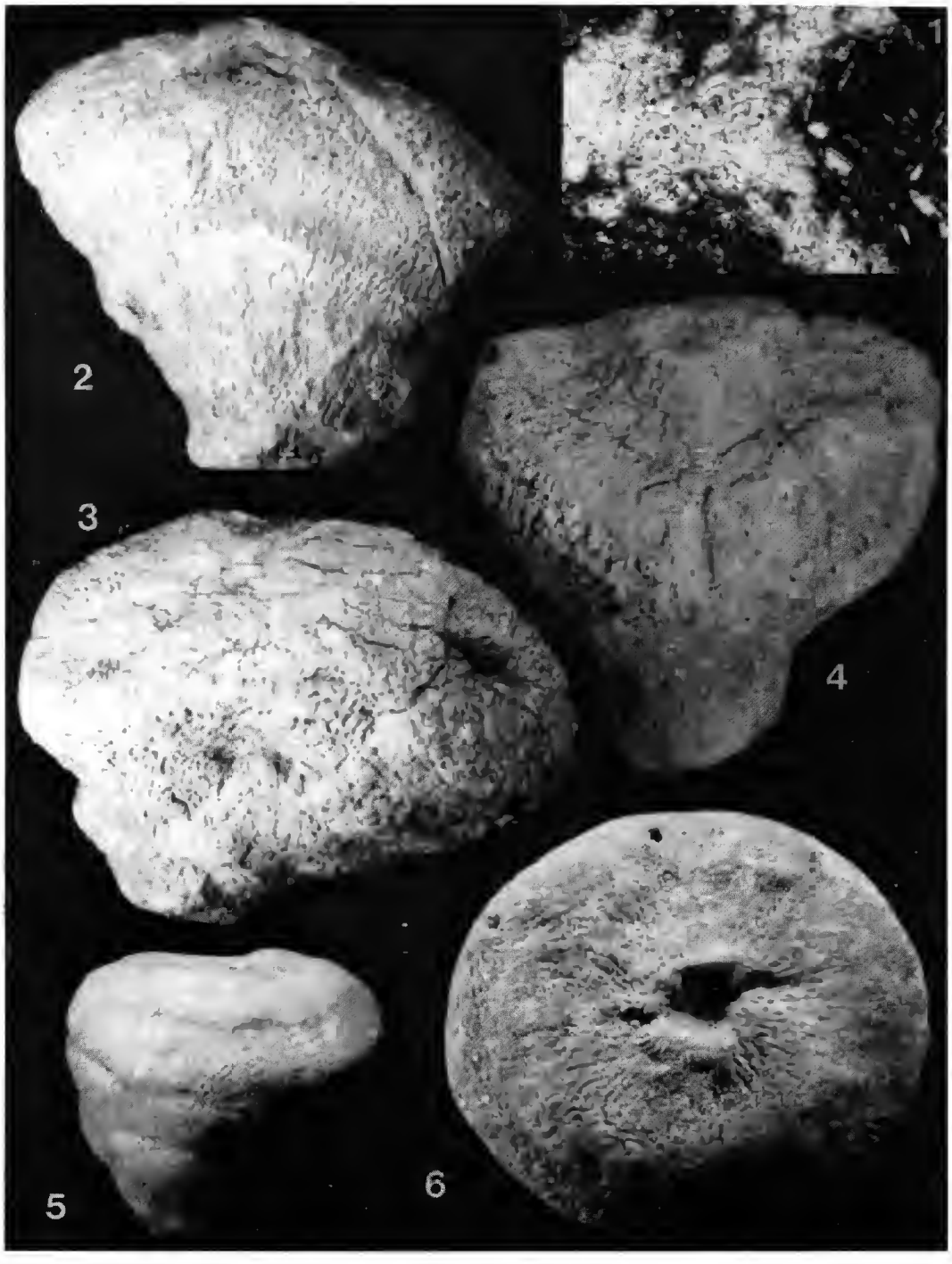


PLANCHE VI

PLANCHE VII

1-5. — *Cucumaltina placocephalus* n. gen. n. sp. :

1. Holotype ; vue frontale ; court pédoncule, corps boursouflé, apex régulier avec face apicale plane, oscule médian et canaux radiaires. Tortonien de Pliego (zone à Continuosa). IPM R6960. × 0,48.

2. Vue fronto-apicale de l'holotype présentant la déviation d'axe de la partie apicale. Tortonien de Pliego (zone à Continuosa). IPM R6960. × 0,56.

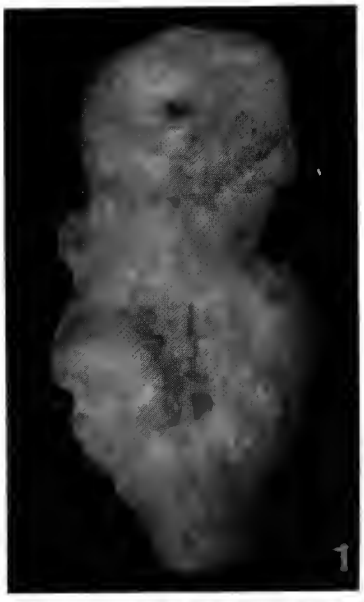
3. Paratype ; section longitudinale montrant le système canalifère ; le canal central se poursuit jusqu'à l'extrémité du pied, quoiqu'en laisse paraître la section légèrement oblique. Tortonien de Tercia (zone à Continuosa ?). IPM R6961. × 0,62.

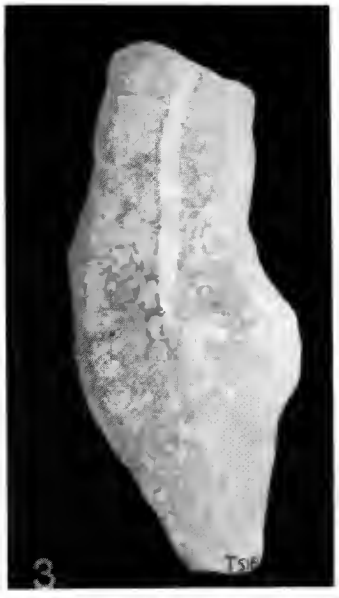
4. Paratype ; structure squelettique fibro-radiée et canaux inhalants. Tortonien de Pliego (zone à Continuosa). IPM R6962. × 12.

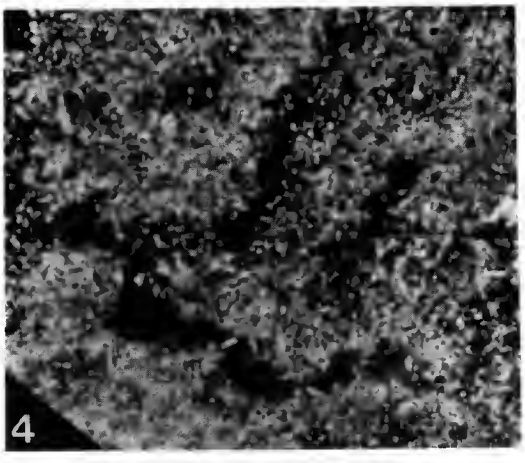
5. Paratype ; détail des rhizoclones. *Ibid.* IPM R6962. × 78.

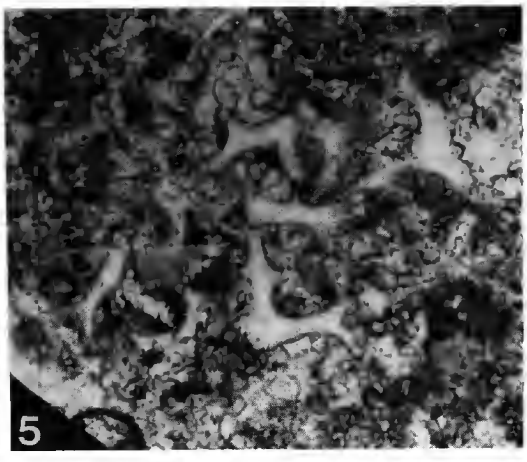
6. — *Jereopsis inaequalis inaequalis* Pomel, 1872 : vue externe d'un individu allongé et légèrement mamelonné. Tortonien de Tercia (zone à Continuosa ?). Éch. T.5.22. × 0,64.

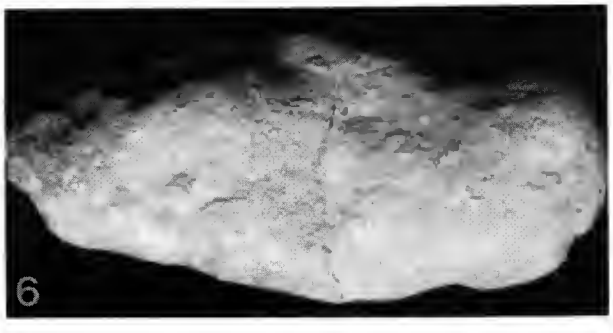
7. — *Jereopsis inaequalis clavaeformis* (Pomel, 1872) : la forme en massue est nette ici. Tortonien d'Almeria (zone à Obliquus extremus). Éch. A.6.1. × 0,92.











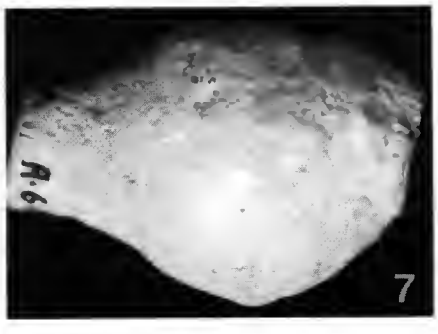


PLANCHE VII

PLANCHE VIII

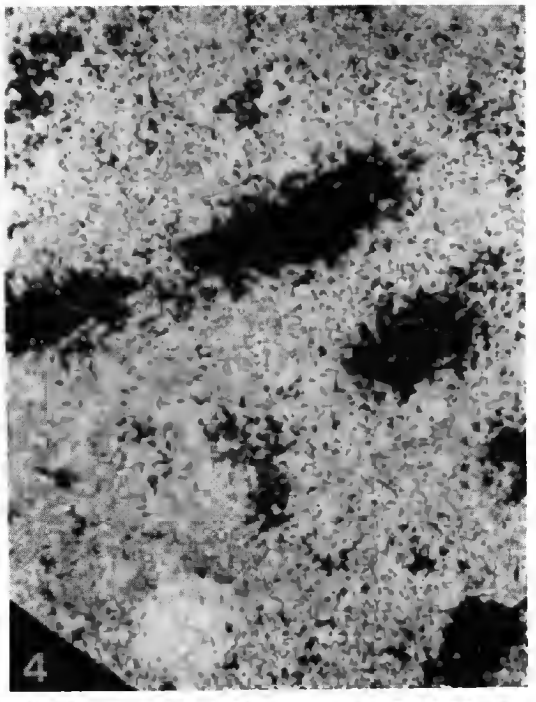
1-3. — *Jereopsis inaequalis inaequalis* Pomel, 1872, Tortonien de Tercia (zone à Continuosa ?) :

1. Section longitudinale montrant le réseau, les plages calcifiées (plus grises), les apochètes remplis de boue micritique et la cupule régulièrement déprimée. Éch. T.5.15. × 1.
2. Détail de la cupule apicale et du débouché des apochètes. Éch. T.5.15. × 1,4.
3. Squelette composé de rhizoclones disposés en fibres ; aspect des apochètes groupés en faisceaux ; en section axiale. Éch. T.5.22. × 12.

4. — *Jereopsis inaequalis clavaeformis* (Pomel, 1872) : section axiale ; aspect du réseau squelettique ; les rhizoclones sont ici réunis en fibres épaisses très calcifiées. Les canaux inhalants sont petits et nombreux. Tortonien de Pliego (zone à Continuosa). Éch. P.6.18. × 12.

5-6. — *Jereopsis inaequalis didyma* (Pomel, 1872), Tortonien de Sorbas (zone à Obliquus extremus) :

5. Section oblique ; rhizoclones disposés en tissu lamellaire radié et canaux inhalants ; aspect du réseau et des canaux sans différence notable avec ceux des deux sous-espèces précédentes. Éch. S.13.17. × 12.
6. Individu dichotome légèrement aplati par le tassement des sédiments. Éch. S.4.16. × 1,1.



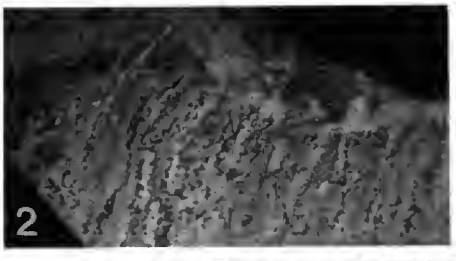


PLANCHE VIII

PLANCHE IX

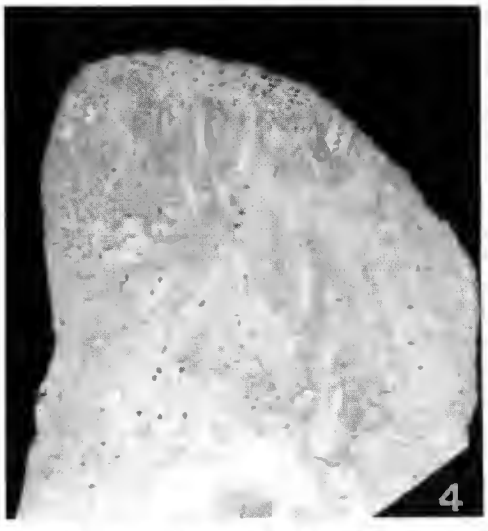
1. — *Jereopsis inaequalis inaequalis* Pomel, 1872 : individu typique montrant les protubérances stalactiformes. Tortonien de Tercia (zone à Continuosa ?). Éch. T.6.12. × 0,95.

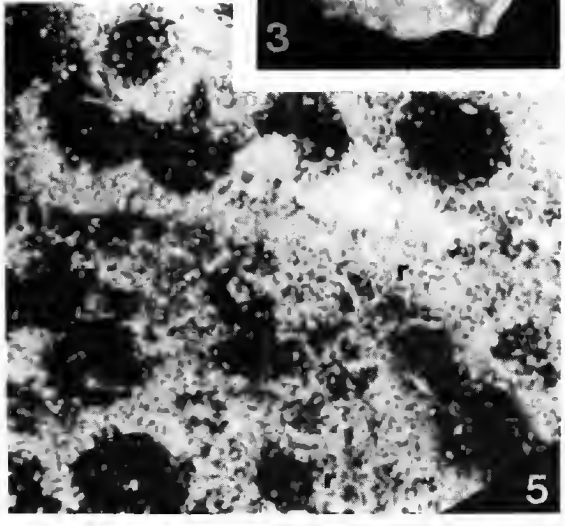
2. — *Jereopsis inaequalis didyma* (Pomel, 1872) : base plane et oblique, corps cylindrique divisé en deux courtes branches. Tortonien de Sorbas (zone à Obliquus extremus). Éch. S.4.15. × 1,3.

3-6. — *Jereopsis fastigiata* n. sp., Tortonien de Pliego (zone à Continuosa) :

3. Holotype ; vue générale d'un individu ; base légèrement ondulée, corps ovale, apex pointu. IPM R6963. × 0,64.
4. Paratype ; tête d'un individu avec le trajet des apochètes. IPM R6964. × 1.
5. Paratype ; section transverse ; aspect du réseau squelettique non fibreux ; on distingue quelques rhizoclones (r). IPM R6965. × 12.
6. Paratype ; détail des rhizoclones qui se distinguent bien dans la masse calcifiée. IPM R6965. × 78.

7. — *Pleroma leviorum* n. sp. : holotype ; mégaclone présentant les caractéristiques de l'espèce. Tortonien de Pliego (zone à Continuosa). IPM R6966. × 68.





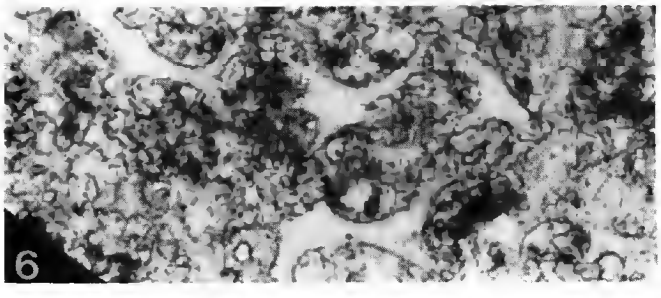


PLANCHE IX

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **8**, 1986,
section C, n° 3 : 343-350.

A propos de deux Lépidoptères fossiles du Stampien d'Aix-en-Provence (Lepidoptera, Hesperiidae et Nymphalidae Satyrinae)

par André Nel et Jacques Nel

Résumé. — Les auteurs désignent comme néotype de *Pamphilites abdita* Scudder, 1875, le spécimen IPM B-24308 conservé dans la typothèque de l'Institut de Paléontologie du Muséum de Paris ; les affinités de ce fossile avec la faune actuelle sont imprécises. Les auteurs établissent que les dessins des ailes de *Neorinopis sepulta* Boisduval, 1840, décrits par Scudder en 1875, sont ceux de la face inférieure : l'étude de ces dessins et de la nervuration permet d'infirmer les affinités de cette espèce avec les genres actuels néotropicaux *Antirrhaea* et *Anchiphlebia*. *Neorinopis* appartient à une lignée fossile très voisine mais distincte de celle du genre *Neorina*.

Abstract. — The authors designate as neotype of *Pamphilites abdita* Scudder, 1875, the specimen IPM B-24308 from the typotheque of the Institut de Paléontologie du Muséum de Paris ; the affinities of that species in the present fauna are doubtful. The authors prove that the wing patterns of *Neorinopis sepulta* Boisduval, 1840, as Scudder (1875) described them, are those of the reverse : that fact confirms his affinities with the present-day genus *Neorina*.

Mots-clés. — Lepidoptera, Hesperiidae, Nymphalidae Satyrinae, Genres *Pamphilites* Scudder 1875, *Neorinopis* Butler 1873, fossiles, Oligocène, Aix-en-Provence (France).

A. Nel, *Laboratoire d'Entomologie, ÉPHÉ, 45, rue Buffon, F-75005 Paris.*
J. Nel, *8, avenue Gassion, F-13600 La Ciotat.*

L'examen de deux Lépidoptères fossiles conservés à l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, l'un, attribué à l'espèce *Pamphilites abdita* Scudder (Hesperiidae) et désigné comme néotype, l'autre, le célèbre et magnifique *Neorinopis sepulta* Boisduval (Satyrinae), nous permet d'apporter des précisions sur leur diagnose, d'affiner les dessins de Scudder (1875) puis de discuter sur leurs affinités avec la faune actuelle.

Pamphilites abdita Scudder, 1875

Étude du spécimen conservé dans les collections de l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (n° IPM B-24308).

Description

Il s'agit d'une aile antérieure assez bien conservée, présentant encore les traces d'une coloration brun sombre (pl. I, 1) ; presque toutes les nervures sont visibles : seule, M_2 est

peu nette mais on distingue qu'elle est fortement coudée à l'approche de M_3 sur laquelle elle est tigée, caractéristique de la sous-famille des Hesperiinae (Higgins, 1975).

D'après le dessin de Scudder (1875), la disposition des nervures est presque identique à celle du type de *Pamphilites abdita* Scudder ; toutefois, l'espace entre Sc et le bord costal de l'aile est nettement moins important chez ce fossile que chez le type de *P. abdita* (fig. 1, a et b) ; de même, son angle anal est moins ouvert.

D'autre part, ce fossile présente presque la même ornementation (fenêtres ou taches) que *Pamphilites abdita* :

— la fenêtre discocellulaire est assez mal conservée chez ce fossile, en particulier la partie costale est peu nette (tracée en pointillés sur la fig. 1, b) ;

— les fenêtres du champ radial et des espaces médians sont presque identiques à celles de *Pamphilites abdita* (fig. 1, a et b) ;

— il semble qu'il existe une fenêtre ou une macule dans l'espace sous-médian (entre A et Cu_2) en position plus proximale que chez *Pamphilites abdita*.

De même, les dimensions (en mm) de ce fossile sont pratiquement les mêmes que celles de *P. abdita* (d'après Scudder, 1875) :

Aile antérieure	*Pamphilites abdita*	Spécimen B-24308
Longueur	15,75	15,75
Longueur du côté ventral	9,5	9,7
Largeur en son milieu	7,25	7
Longueur du bord distal	9,5	9,5

Discussion

N'ayant pu retrouver le type de *Pamphilites abdita* au Muséum d'Histoire naturelle de Marseille où il est en principe conservé, nous avons dû travailler, dans notre comparaison, à partir du texte et des figures de Scudder (1875) ; il nous est donc très difficile d'établir si le spécimen B-24308 est un *Pamphilites abdita*.

Toutefois, les différences entre les deux spécimens sont minimes et ne nous semblent pas justifier une séparation spécifique, pour deux raisons principales :

— d'une part, Scudder a pu interpréter et dessiner le fossile *Pamphilites abdita* différemment, le procédé du dessin à partir de la projection d'une diapositive n'étant peut-être pas habituel à son époque ;

— d'autre part, une aile plus élancée peut simplement être due à un dimorphisme sexuel fréquent chez les Hesperiinae (les femelles ont, selon les espèces, des ailes antérieures aux contours plus arrondis que les mâles).

Le type de *Pamphilites abdita* ayant été vraisemblablement perdu comme la majeure partie des Collections d'Insectes fossiles du Muséum de Marseille (dont de très nombreux types), nous désignons le spécimen n° B-24308 comme néotype de *Pamphilites abdita*.

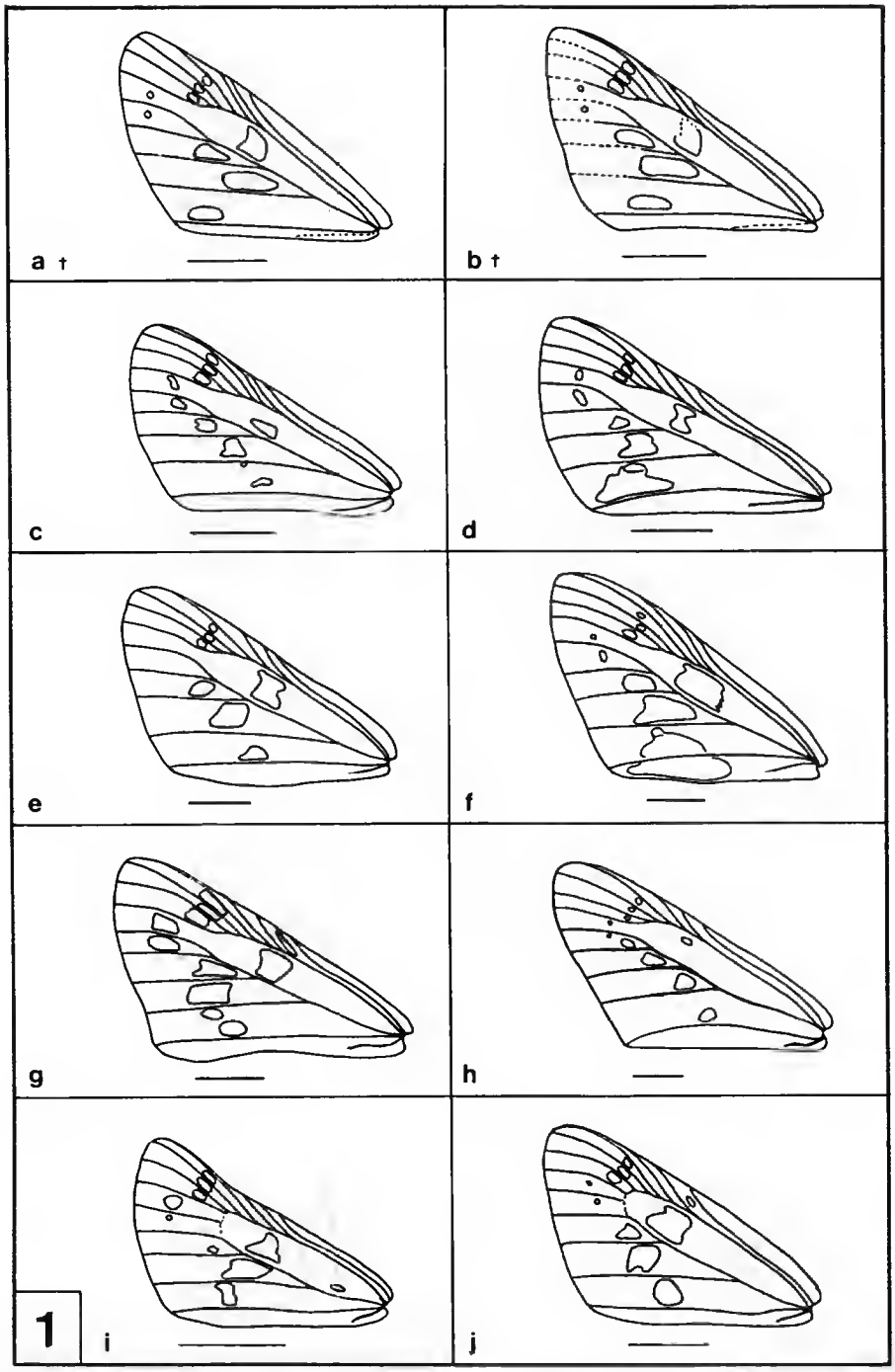


FIG. 1. — Ailes antérieures, nervuration et macules d'Hesperiidae du monde (échelles : 4 mm) : a, *Pamphilites abdita* Scudder : dessins du type (d'après SCUDDER) ; b, *Pamphilites abdita* Scudder : dessins du néotype, d'après diapositive (spécimen IPM B-24308 du Muséum de Paris) ; c, *Hesperia comma* L., dessins d'après diapositive (espèce holarctique) ; d, *Hesperia attalus* Edw., dessins d'après diapositive (espèce néarctique) ; e, *Atrytonopsis zaovinia* Dyar., dessins d'après diapositive (espèce néotropicale) ; f, *Caenides soritia* Hew., dessins d'après diapositive (espèce éthiopienne) ; g, *Motasingha atralba* Tepp., dessins d'après diapositive (espèce australo-papoue) ; h, *Eetion elia* Hew., dessins d'après diapositive (espèce indo-malaise) ; i, *Carterocephalus niveomaculatus* Obth., dessins d'après diapositive ; j, *Daimo tethys* Mén., dessins d'après diapositive.

AFFINITÉS AVEC LA FAUNE ACTUELLE

SCUDDER (1875) rapproche le genre *Pamphilites* des deux genres actuels *Carystus* et *Pansydia* du Nouveau Monde et il ajoute qu'il ne présente aucune affinité certaine avec la faune de la région indo-malaise : « I have searched carefully for very closely allied forms among east Indian *Urbicolae* but, while it doubless is not far removed from some of them, its more intimate relationships are certainly with Insects from tropical America and especially with *Pansydia* and *Carystus* » (p. 77).

En examinant *Atalopedes* (*Pansydia*) *mesogramma* Latr. et des *Carystus* (*C. lucasii, C. jolus, C. phorcus...*), nous remarquons que, loin de ressembler à *Pamphilites abdita*, ces espèces actuelles s'en écartent par la forme de leurs ailes et surtout par la disposition, la taille, la forme et le nombre des fenêtres.

Le rapprochement de SCUDDER nous semble d'autant moins justifié que l'on rencontre, dans toutes les faunes tropicales et subtropicales d'Hesperiidae du monde, des espèces qui présentent, outre une nervuration presque identique, des fenêtres (ou des macules) fondamentalement similaires à celles de *Pamphilites*.

A titre d'exemples, signalons *Hesperia comma* L. (fig. 1, c) d'Europe, d'Asie tempérée et d'Amérique du Nord ; *Hesperia attalus* Edw. (fig. 1, d) du sud des USA ; *Atrytonopsis zaovinia* Dyar. (fig. 1, e) du Mexique ; *Caenides soritia* Hew. (fig. 1, f) du Sénégal et du Gabon ; *Motasingha atralba* Tepp. (fig. 1, g) de l'Australie ; *Eetion elia* Hew. (fig. 1, h) de Sumatra, Malaisie et Bornéo.

On pourrait citer de très nombreuses autres espèces de tous les continents.

Cette ornementation fondamentale (taches, macules ou fenêtres) des ailes antérieures est même présente dans d'autres sous-familles : par exemple, *Carterocephalus niveomaculatus* Obth. (fig. 1, i) du Tibet et du sud-ouest de la Chine ou *Daimo tethys* Mén. (fig. 1, j) de la Chine et du Japon, etc.

Il est donc actuellement impossible, en l'absence de données supplémentaires, en particulier des ailes postérieures, de rapprocher *Pamphilites abdita* d'un genre actuel précis.

Nous pouvons uniquement établir la présence de la sous-famille des Hesperiinae dans l'Oligocène européen par une espèce, *Pamphilites abdita*, dont l'ornementation des ailes antérieures correspond à celle, fondamentale, de très nombreuses espèces du monde, d'affinités plutôt tropicales ou subtropicales.

Neorinopis sepulta Boisduval, 1840
(Pl. I, 2)

Nous employons la classification adoptée par MILLER (1968) qui élève les Satyrinae au rang de famille : les Satyridae.

Nous donnons ici un schéma (fig. 2, a) de la nervuration de cette espèce fossile sur laquelle BOISDUVAL (1840) puis LEFEBVRE (1851) ont tant écrit.

SCUDDER (1875) a placé définitivement cette espèce au voisinage du genre actuel indo-malais *Neorina* et l'a très soigneusement décrite et figurée.

Toutefois, nous estimons que quelques erreurs se sont glissées dans son travail, en particulier dans les planches :

— sur la figure 9, planche 1, on remarque aux ailes antérieures que la nervure R_2 se raccorde à R_3 et n'atteint pas la cellule ;

— aux ailes postérieures, nous restituons la cellule (fig. 2, a) telle qu'elle est sur le fossile, le tracé de SCUDDER étant inexact ; de même, nous interprétons différemment le pli anal qui a été partiellement détruit et qui s'interrompt brusquement sur le fossile, ce qui a

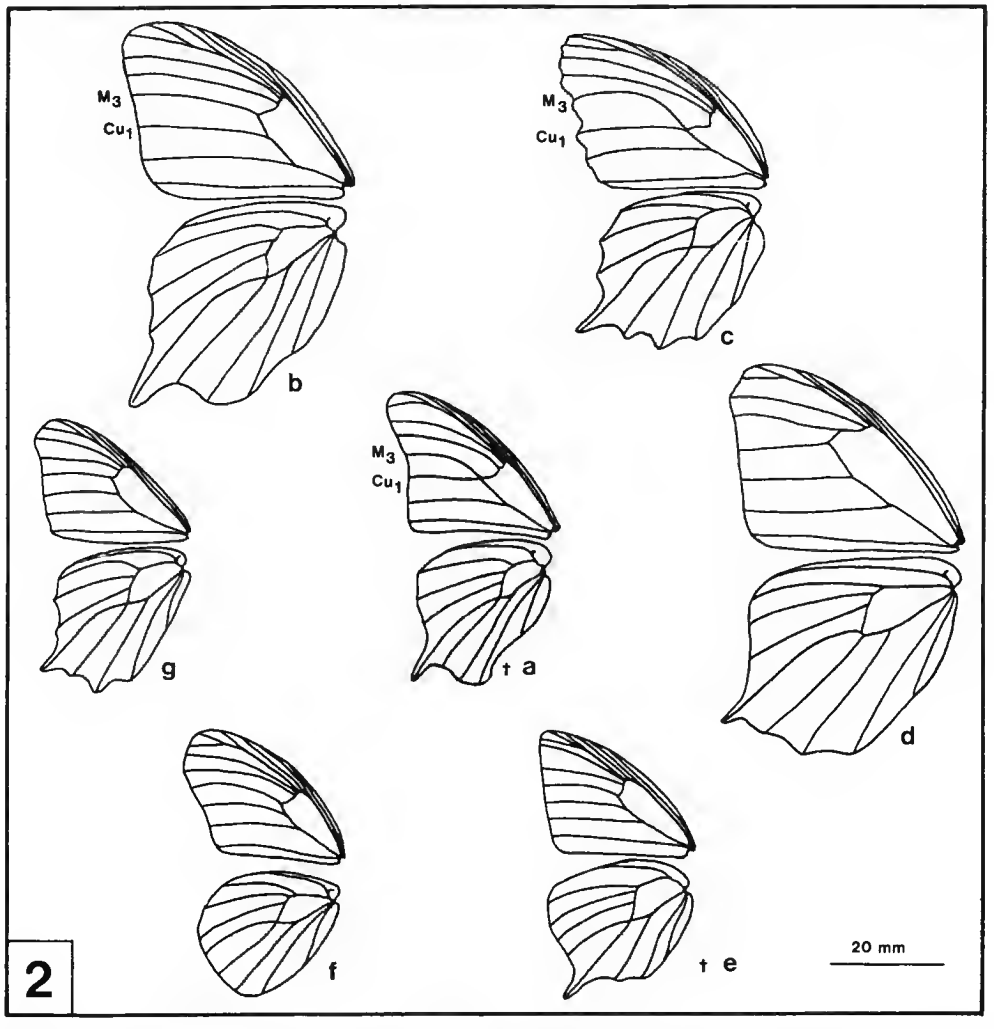


FIG. 2. — Nervuration de : a, *Neorinopis sepulta* Boisduval (fossile) ; b, *Neorina krishna* Ww. (actuel) ; c, *Elymnias pealii* Wood.-Mas. (actuel) ; d, *Antirrhaea phasiane* Btlr. (actuel) ; e, *Pseudoneorina coulleti* Nel et Descimon (fossile) ; f, *Amechania incerta* Hewitson (actuel) ; g, *Lethe goalpara* Moore (actuel).

amené SCUDDER à dessiner un pli anal qui diminue brusquement, caractère inexistant chez les Satyridae voisins des *Neorina* ;

— enfin, et c'est peut-être le plus important , nous estimons que SCUDDER a fait une erreur en indiquant que les dessins des ailes (par ailleurs soigneusement et fidèlement reconstitués par lui) sont ceux de la face supérieure. Pour prouver cela, il dit que l'Insecte s'est fossilisé dans sa position naturelle : « The fore wing covers the hind wing as in nature » ... « That it is the upper and not the under surface which is exposed to view is shown by the relation of the wings to each other ». En fait, nous remarquons que ce fossile est l'empreinte (ou la contre-empreinte) des ailes car les nervures sont marquées en creux dans la roche et non en relief. De plus, et comme SCUDDER le fait remarquer, l'aile la plus visible et la mieux imprimée est l'aile postérieure : l'aile antérieure, dans la partie où les deux ailes se superposent, est très peu marquée. Par conséquent, les dessins qui se sont préservés sont ceux de la face qui était en contact direct avec la boue et, de plus, les ailes sont effectivement disposées dans leur position normale. Si nous voyions la face dorsale des ailes, cela signifierait que l'aile antérieure devrait être mieux marquée que la postérieure car elle aurait été en contact direct avec la boue : or, nous observons exactement le contraire. De plus, on voit l'empreinte de la face ventrale du métathorax qui porte une patte : ceci n'a pu se produire que dans le cas où la face ventrale, et non la face dorsale, s'est trouvée en contact avec la boue. On se convaincra aisément de ce raisonnement qu'il s'agisse d'une empreinte (ce que nous pensons) ou d'une contre-empreinte. Il serait d'ailleurs intéressant de rechercher (160 ans après !) l'autre face de ce Papillon fossile (il est permis de rêver !).

Ce sont donc les dessins de la face inférieure que nous pouvons observer aujourd'hui.

Ce fait étant admis, la présence de rangées d'ocelles et de taches sur la face inférieure des ailes s'explique aisément chez une espèce voisine du groupe des *Neorina*.

Par ailleurs, le rapprochement indiqué par SCUDDER (1875, tableau p. 28) avec des genres sud-américains (*Antirrhaea, Anchiphlebia*) perd ainsi toute raison d'être. La taille de la cellule des antérieures éloigne aussi *Neorinopis* de ces genres néotropicaux (fig. 2, a et d).

Le genre *Neorinopis* se distingue du genre *Neorina* par l'emplacement de la jonction de M_3 sur la nervure discocellulaire, aux ailes antérieures ; chez *Neorinopis*, celle-ci coïncide avec la bifurcation de Cu_1 et de M_3, et au-delà de cette bifurcation chez *Neorina* (fig. 2, b) et chez *Pseudoneorina coulleti* Nel et Descimon, 1986 (fig. 2, e). Ce type de fermeture de la cellule discoïdale ne se retrouve que dans la sous-famille des Elymniinae et dans la tribu très spécialisée des Elymniini (MILLER, 1968) (fig. 2, c) et, à un moindre degré, dans le genre *Amechania* (fig. 2, f), voisin du groupe des *Neorina*.

Toutefois, *Neorinopis* s'écarte nettement de la tribu des Elymniini par la forme et les dessins des ailes et n'a probablement pas de lien direct de parenté avec cette tribu.

En conclusion, *Neorinopis sepulta*, bien que très voisin du genre actuel *Neorina*, n'est pas plus l'ancêtre de ce genre que *Pseudoneorina coulleti* (NEL et DESCIMON, *sous presse*).

Ces deux genres fossiles (*Neorinopis* et *Pseudoneorina*) représentent chacun une lignée parallèle au groupe *Neorina*, lignées très spécialisées et qui, apparemment, se sont éteintes au cours du Tertiaire.

Neorinopis, Pseudoneorina et *Neorina* ont sans doute un ancêtre commun à rechercher dans l'Éocène ou le Crétacé supérieur d'Europe ou d'Asie.

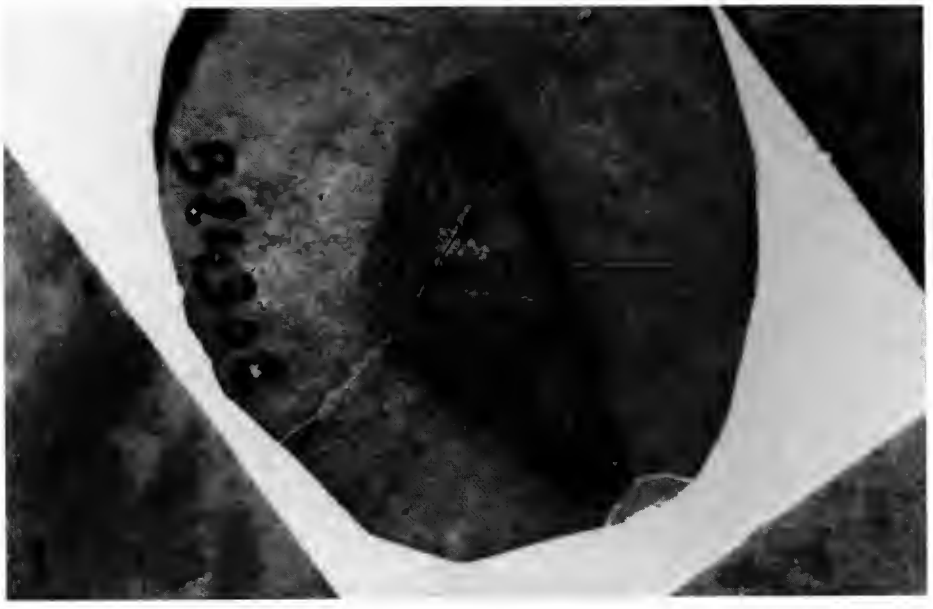


PLANCHE I

1 — Photographie du néotype de *Pamphilites abdita* Scudder, spécimen IPM B-24308 du Muséum de Paris.
2 — Photographie du type de *Neorinopis sepulta* Boisduval, spécimen IPM B-24309 du Muséum de Paris.

RÉFÉRENCES CITÉES

HIGGINS, L. G., 1975. — The classification of european Butterflies. Ed. William Collins Sons and Co Ltd. Glasgow London : 1-320.

LEESTMANS, R., 1983. — Les Lépidoptères fossiles trouvés en France (*Insecta Lepidoptera*). *Linneana Belgica*, **9** (1) : 64-89.

LEWIS, H. L., 1974. — Atlas des Papillons du Monde. Éd. Hatier, Paris. Traduction française mise au point par G. Chr. LUQUET avec la collaboration de R. HELLER adaptateur de l'édition allemande : 1-318.

MILLER, O., 1968. — The higher classification, phylogeny and zoogeography of the *Satyridae* (*Lepidoptera*). *Mem. Am. ent. Soc.*, Philadelphia, **24**.

NEL, A., et H. DESCIMON, 1986. — Une nouvelle espèce de Lépidoptère fossile du Stampien de Cereste (04). (*Lepidoptera Satyridae*). *Géologie médit.* (*sous presse*).

SCUDDER, S. H., 1875. — Fossil Butterflies. *Mem. Am. Assoc. Adv. Science,* **1** : 1-97, pl. I-III.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **8**, 1986,
section C, n° 3 : 351-365.

L'Eusthénoptéridé (Osteichthyes, Sarcopterygii) du Famennien (Dévonien supérieur) du Tafilalt (Maroc) : nouvelle description

par Hervé Lelièvre et Philippe Janvier

Résumé. — Un grand Ostéolépiforme, probablement proche d'*Eusthenopteron* et provenant du Famennien supérieur d'Achguig (Tafilalt, Maroc), est redécrit après préparation chimique. Une partie de la joue, de la mandibule et de la série operculo-submandibulaire est conservée. Les dents sont carénées et de type polyplocodonte. Les écailles sont très fines, cycloïdes, et portent une ornementation de ridules. Ce spécimen, conservé en connexion dans un calcaire typiquement marin, infirme l'hypothèse selon laquelle les Eusthénoptéridés, et les Rhizodontiformes en général, auraient été exclusivement dulçaquicoles.

Abstract. — A large osteolepiform, probably closely related to *Eusthenopteron* and discovered in the Uppermost Famennian of Achguig (Tafilalt, Morocco), is redescribed after chemical preparation. Parts of the cheek, lower jaw and operculo-submandibular series are preserved. The teeth bear slight cutting edges and are of polyplocodont type. The scales are very thin, cycloid, and ornamented with sinuous ridges. This specimen is articulated and preserved in a typically marine limestone, thus refuting the hypothesis that euthenopterids, and the Rhizodontiformes in general, were exclusively fresh water fishes.

Mots-clés. — Ostéolépiformes, Dévonien (Famennien), Maroc, nouvelle description, anatomie, paléoécologie.

H. Lelièvre et P. Janvier, *UA 12 du CNRS, Institut de Paléontologie, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*

Introduction

Lehman (1977, 1978) a décrit dans le Famennien du Maroc la joue et la mandibule d'un Ostéolepiforme qu'il considérait comme appartenant à un genre nouveau, proche d'*Eusthenopteron*, mais différent de ce dernier par son squamosal plus allongé et par une disposition « différente » des centres de radiation de l'opercule et du sous-opercule. Il considéra toutefois ce matériel comme trop incomplet pour justifier la création d'un taxon nouveau. Nous avons préparé ce spécimen par attaque de la gangue dans une solution d'acide formique à 10 %, mettant ainsi au jour la face interne des os dermiques ainsi que de nombreux détails de la structure de la mandibule. Bien que cette préparation ne conduise guère à une détermination plus précise du spécimen, elle permet toutefois de décrire de nombreux caractères rarement visibles ou accessibles chez les autres formes de ce groupe dont les affi-

nités et la structure phylogénétique ont été récemment l'objet de vives discussions (Vorobjeva, 1977 ; Jarvik, 1980, 1982 ; Rosen *et al.*, 1981 ; Schultze, 1981 ; Holmes, 1985 ; Schultze et Arsenault, 1985).

Ce spécimen a été découvert par M. Ahmed Ouazzou (Ministère des Mines et de l'Énergie, Rabat, Maroc) et transmis à J. P. Lehman par H. Hollard. Il est enregistré dans les collections de l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN, Paris) sous le n° MCD 42.

Cadre stratigraphique

Le spécimen MCD 42 provient d'un niveau argilo-calcaire situé dans les séries du Famennien supérieur de la localité d'Achguig, dans l'est du Tafilalt (feuille Hassi beraber à 1/100 000e). Dans cette localité, le Famennien supérieur affleure au sein d'un système monoclinal qui s'étend sur environ 4 km, d'est en ouest, en une succession de petites buttes de 300 à 400 m de long. La série d'Achguig appartient à la Formation d'Erfoud du groupe d'Achguig des calcaires marins du Tafilalt (Hollard, 1981, tabl. 4). Du point de vue de la lithologie, la Formation d'Erfoud comprend de la base au sommet : la « dalle d'Erfoud » associée à de nombreux niveaux à Brachiopodes, des calcaires roux à Clyménies, des calcaires roux à Goniatites, des calcaires brun-roux à Clyménies, des argilites à lits calcaires ou nodules de couleur rouille ou rouge. C'est du premier niveau calcaire à Clyménies que provient notre spécimen.

C'est sur les informations de H. Hollard, qui avait participé à la découverte de ce spécimen, que Lehman (1977, 1978) l'avait attribué au Famennien IIβ. Mais la préparation complète du matériel par dissolution de la gangue à l'acide formique a permis d'extraire une faunule de Conodontes qui a été déterminée par P. Bultynck (Bruxelles). Il y a reconnu la présence de :

— *Palmatolepis glabra pectinata,*
— *Palmatolepis perlobata schindewolfi,*
— *Palmatolepis perlobata maxima.*

Cet assemblage caractéristique du Famennien peut être attribué à la zone supérieure à *Palmatolepis marginifera* qui s'étend du Famennien IIβ au Famennien IIIα (Ziegler et Sandberg, 1984). Associés à la faunule de Conodontes, des restes de Trilobites soulignent l'existence d'un milieu marin, également confirmée par l'association d'Eusthénoptéridé indet. avec d'autres Vertébrés marins, tels *Tafilalichthys lavocati* et *Dunkleosteus* sp. La microfaune de Vertébrés comprend, entre autres, des restes de deux parties apicales de dents carénées qui pourraient être attribuées à l'Eusthénoptéridé décrit ici (pl. II, 3a-b).

Description

Dans son état originel, le spécimen comprenait une partie de la joue droite, des éléments d'opercule et de préopercule droits, la partie postérieure de la mandibule droite avec sa série de plaques branchiostèges postérieures et l'empreinte de la face interne de la plaque

gulaire droite. Ces éléments dermiques étaient en connexion, mais on distinguait dans l'épaisseur du bloc d'autres éléments isolés dont certains se sont révélés appartenir au côté gauche de la tête et de la ceinture pectorale. On peut en conclure que si seuls les os dermiques du côté droit sont restés en connexion, c'est parce que l'animal a reposé sur le côté droit contre le fond dont le sédiment s'est consolidé, tandis que les os dermiques du côté gauche ont été disloqués, voire retournés.

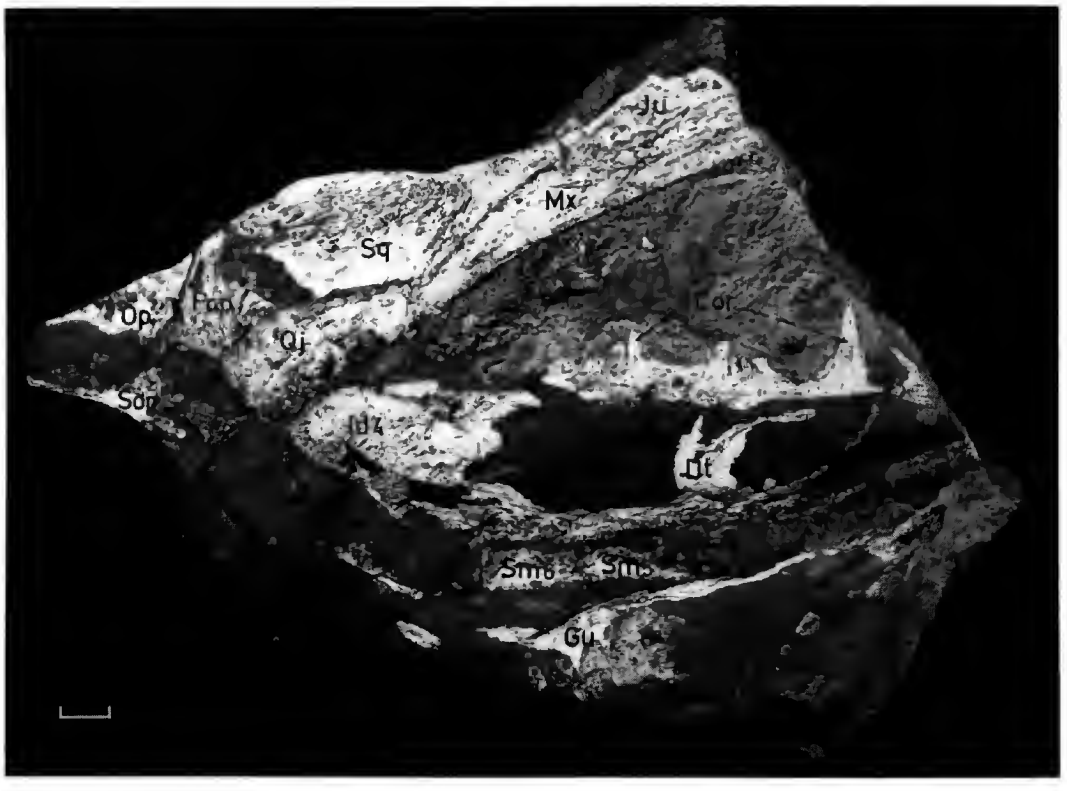


Fig. 1. — Eusthenopteridae gen. et sp. indet., Famennien du Tafilalt, Maroc. Spécimen MNHN (Paris) n° MCD 42, avant préparation chimique. (Échelle : 1 cm.)

La préparation chimique a permis de séparer la mandibule de la joue et de retrouver, à l'intérieur du bloc, quelques éléments de l'endosquelette, dont le seul déterminable est une portion quadratique du palato-carré droit, dont le condyle s'insère parfaitement dans la fosse articulaire de la mandibule. Du palais, seuls subsistent un petit fragment de l'ectoptérygoïde, plaqué contre la face interne du maxillaire et portant la base d'une grosse dent (le bord postérieur de ce fragment semble correspondre à la limite antérieure de la fosse des adducteurs de la mandibule), ainsi qu'un petit fragment du bord de l'entoptérygoïde, isolé dans le bloc.

La surface externe de la plupart des os dermiques de la joue et de la mandibule est usée par l'érosion, et les limites entre ceux-ci sont difficiles à retracer. La présente description ne fait état que des observations nouvelles par rapport à la description originale de LEHMAN (1977, 1978). Dans l'ensemble, et contrairement à l'opinion de cet auteur, les rares limites entre les os dermiques observables sur le spécimen, ainsi que leurs proportions sont presque indiscernables de celles décrites chez *Eusthenopteron* par JARVIK (1944, fig. 2A ; 1980, fig. 115, 125). L'ornementation superficielle, visible seulement sur une partie de l'infradentaire postérieur (*Id. 3*), des plaques branchiostèges et du quadratojugal, ainsi que sur des os dermiques isolés, est très voisine de celle d'*Eusthenopteron*, d'*Eusthenodon* et de *Jarvikina* (JARVIK, 1937, fig. 3 ; 1944, fig. 5). Elle consiste en tubercules mousses plus ou moins confluents, et entre lesquels s'ouvrent d'assez larges pores vasculaires.

Nous décrirons successivement la joue, la mandibule, la série submandibulaire (branchiostèges et gulaires), la série operculaire, la clavicule, les éléments de l'endosquelette (palatocarré) et une écaille appliquée contre la face interne du squamosal.

I. La joue (fig. 2, 6 ; pl. 1, 2, 6)

Le maxillaire (*Mx.*, fig. 2A-B, 6) est peu élevé et porte une série de petites dents à surface finement striée. Dorsalement par rapport aux dents, plusieurs crêtes longitudinales correspondent à la suture avec l'ectoptérygoïde (*cr. Ecpt.*, fig. 2B). Au niveau de cette suture, les dents sous-jacentes sont plus longues et insérées plus bas que les suivantes. En arrière de cette suture, on trouve encore quelques stries longitudinales qui correspondent probablement à l'insertion de membranes.

Le jugal (*Ju.*, fig. 2), dont il ne reste qu'une petite partie, présente également quelques crêtes internes. Sa face interne est percée d'un petit foramen probablement vasculaire (*f.x.*, fig. 2B). On ne voit pas de trace du canal sensoriel infraorbitaire sur la face externe.

Le squamosal (*Sq.*, fig. 2) est également mal conservé et ne montre pas, non plus, de trace de ce canal.

Le préopercule (*Pop.*, fig. 2) n'est représenté que par un petit fragment, mais sa face interne est bien conservée et présente une crête proéminente, légèrement recourbée vers l'arrière (*cr.*, fig. 2B), qui s'insère dans une gorge du quadratojugal. Cette crête devait longer postérieurement le bord dorsal du palatocarré et limitait antérieurement un sillon qui logeait l'hyomandibulaire. Un fragment attribué au préopercule gauche (pl. I, 6a-b) a été dégagé de la gangue. Il montre la suture complexe pour l'insertion du squamosal et du quadratrojugal. Sur les deux pièces gauche et droite, les ouvertures du canal sensoriel préoperculaire sont visibles.

Le quadratojugal (*Qj.*, fig. 2) est vaste, et sa suture externe avec le préopercule est sinueuse ventralement. La lame interne qui longe la crête interne du préopercule est très mince et percée d'une petite lacune elliptique. Sa face externe, qui porte encore une petite plage d'ornementation, montre une pit-line verticale (*pl. Qj.*, fig. 2A). Cet os forme ventralement un petit lobe qui s'insère dans une concavité correspondante de l'infradentaire postérieur (*s. r. Qj.*, fig. 3A). Le trajet du canal sensoriel jugal est mal défini. Il semble que, comme chez *Eusthenopteron*, il ait parcouru la partie postérieure du quadratojugal.

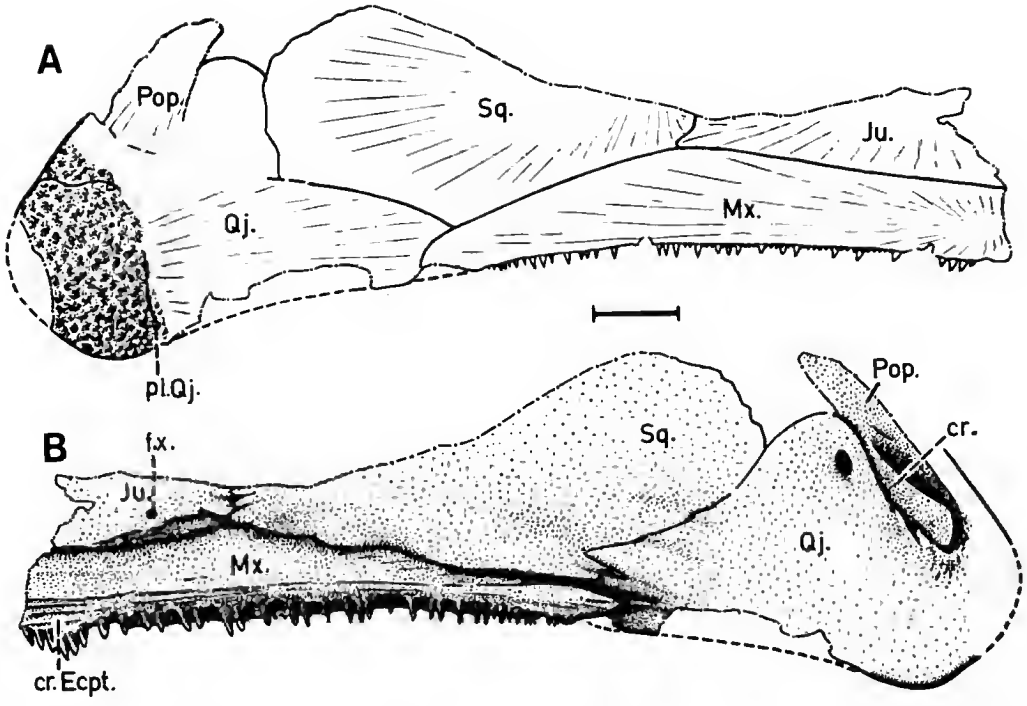


Fig. 2. — Eusthenopteridae gen. et sp. indet., Famennien du Tafilalt, Maroc. Spécimen MNHN (Paris) n° MCD 42. Portion de la joue en vues latérale droite (A) et médiale (B). (Échelle : 1 cm.)

2. **La mandibule** (fig. 3, 4, 6 ; pl. I, 1)

Seuls les deux tiers postérieurs de la mandibule sont conservés. Les os dermiques de sa face externe sont très usés, à l'exception d'une partie de l'infra-dentaire postérieur (*Id. 4*, fig. 3A) et d'une petite partie du dentaire (*Dt.*, fig. 3A). En revanche, la préparation complète du spécimen montre l'os de Meckel (*mk.*, fig. 3B, 4A), le préarticulaire (*Prart.*, fig. 3B) et les coronoïdes postérieurs (*Cor. 2-3*, fig. 4A) qui portent des crocs à structure plissée (*d. Cor.*, fig. 3B, 4A).

L'os de Meckel (*mk.*, fig. 4) porte la fosse articulaire (*f. art.*, fig. 3B, 4A) et limite postéro-ventralement la fosse pour les muscles adducteurs de la mandibule (*P. add.*, fig. 4A). Il est perforé de plusieurs foramens, tant pour des nerfs que pour des vaisseaux sanguins. Il est flanqué latéralement par l'infradentaire postérieur et par la lame postérieure du préarticulaire.

Dans le fond de la fosse pour les adducteurs de la mandibule, l'os de Meckel s'étale plus particulièrement contre la face interne du préarticulaire. Sa surface est rugueuse par endroits et présente des excroissances (*rug.*, fig. 4A) dont le sommet est (ou non) recouvert d'os périchondral irrégulier. Il s'agit probablement là de zones où s'inséraient des aponé-

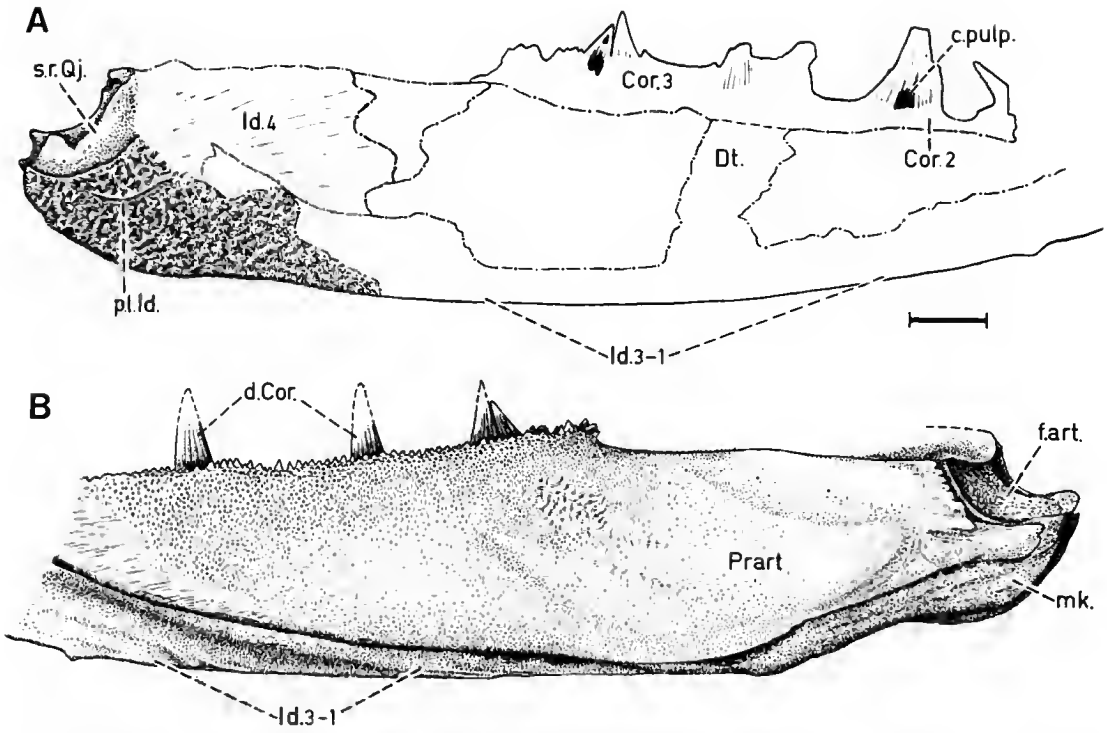


FIG. 3. — Eusthenopteridae gen. et sp. indet., Famennien du Tafilalt, Maroc. Spécimen MNHN (Paris) n° MCD 42. Mandibule droite incomplète en vues latérale (A) et médiale (B). (Échelle : 1 cm.)

vroses entourant les masses musculaires des adducteurs. Dans la région antérieure, l'os de Meckel devait être remplacé par du cartilage, car la limite de sa lamelle périchondrale est nette. La fosse articulaire est large (*f. art.*, fig. 3B, 4A) creusée dans l'os endochondral et devait être recouverte de cartilage. Elle comprend deux parties séparées par une crête : la partie médiale est plus étirée antéro-postérieurement que la partie latérale.

Les faces ventrale et postéro-ventrale de l'os de Meckel présentent une large gorge (*g. ch.*, fig. 4B, 5B) marquée de quelques cupules d'insertion et dans laquelle étaient logés les muscles intermandibulaires et une partie du cératohyal (JARVIK, 1980). Le bord médial de cette gorge est percé d'un large foramen pour le rameau buccal du nerf facial (*f. r. md. VII*, fig. 4B) et, au niveau de sa limite avec le préarticulaire, d'étroites fissures livraient passage à des vaisseaux sanguins (*f. x.*, fig. 4B).

De la série des infradentaires, seul le plus postérieur est bien conservé (*Id. 4*, fig. 3A). Les infradentaires présentent deux lames : l'une verticale et latérale, dont la face externe est ornementée, et l'autre horizontale fermant ventralement la fosse des adducteurs et rejoignant le bord ventral du préarticulaire (fig. 4B). Cette lame horizontale s'étend loin vers l'arrière sur la surface ventrale de l'os de Meckel. A sa limite avec le préarticulaire, cette lame horizontale est échancrée de deux larges fenestrations pour des sinus veineux (*f. v.*, fig. 4B).

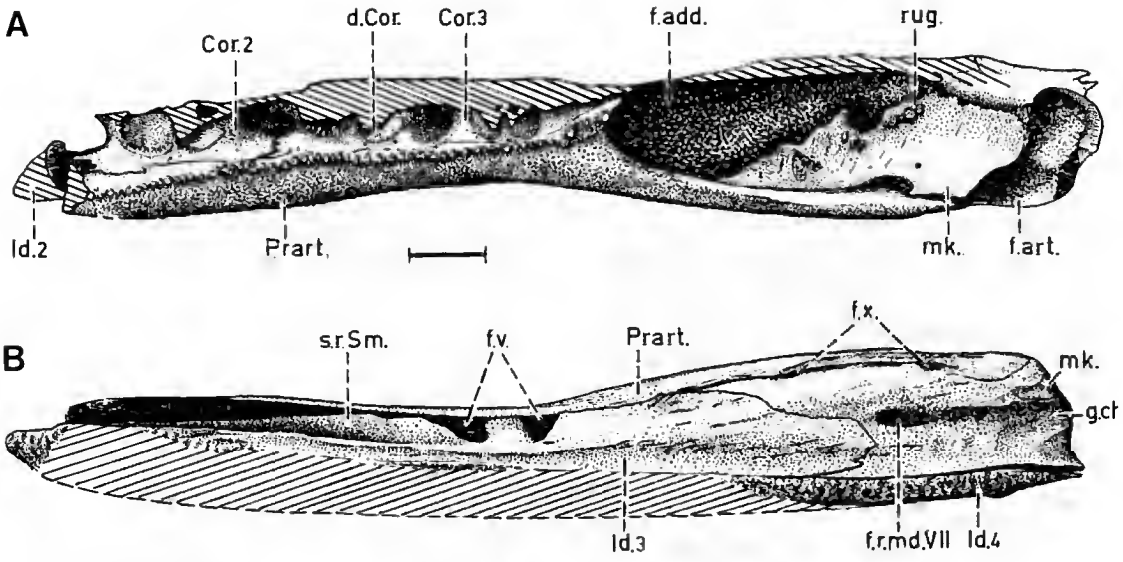


FIG. 4. — Eusthenopteridae gen. et sp. indet., Famennien du Tafilalt, Maroc. Spécimen MNHN (Paris) n° MCD 42. Mandibule droite incomplète en vues dorsale (A) et ventrale (B). (Échelle : 1 cm.)

La face latérale de l'infradentaire postérieur porte une pit-line sinueuse (*pl. Id.*, fig. 3A) et présente une large concavité dorsale, dans laquelle s'insère le lobe ventral du quadratojugal (*s. r. Qj.*, fig. 3A).

La limite entre le dentaire et les coronoïdes est indistincte. Ces derniers portent des crocs à remplacement latéral, bordés latéralement par une lame festonnée portant des petites dents simples. Les crocs coronoïdiens sont coniques et carénés, chacun étant inséré à côté de la cupule d'insertion de la dent de la génération précédente (fig. 4A ; pl. I, 1b). Seul le coronoïde le plus postérieur porte deux crocs contigus. Les limites entre les coronoïdes sont peu distinctes, mais leur suture avec le préarticulaire est très nette.

Les crocs coronoïdiens ont une structure plissée très nette et présentent une large cavité pulpaire (*c. pulp.*, fig. 3A) qui n'est pas envahie par l'ostéodentine. Ils sont donc du type polyplocodonte défini par SCHULTZE (1970, fig. 1A, p. 2), comme ceux d'*Eusthenopteron, Megalichthys, Panderichthys, Rhizodopsis, Rhizodus, Sauripterus, Strepsodus* et *Tristichopterus*.

Le préarticulaire (*Prart.*, fig. 3B, 4A-B) est très vaste et sa face médiale est convexe, particulièrement au niveau de la fosse des adducteurs de la mandibule. Il porte une série de petites dents trapues, perchées au sommet d'une base osseuse. Cette série de dents passe médialement à un chagrin de petits denticules qui couvrent le tiers dorsal du préarticulaire et s'étend un peu plus loin ventralement dans sa partie antérieure. Un peu en arrière du niveau des crocs coronoïdiens les plus postérieurs, le préarticulaire est orné de vermiculures imitant l'ornementation des os externes. La partie postérieure du préarticulaire présente une zone proéminente, de contour vaguement triangulaire, entourée d'une zone déprimée dont la

surface montre des stries de radiation. Cette zone déprimée s'étend vers l'arrière en un processus qui longe ventro-médialement la fosse articulaire de l'os de Meckel. Ce modelé assez complexe du préarticulaire est sans doute lié à la position du cératohyal et des structures hypobranchiales.

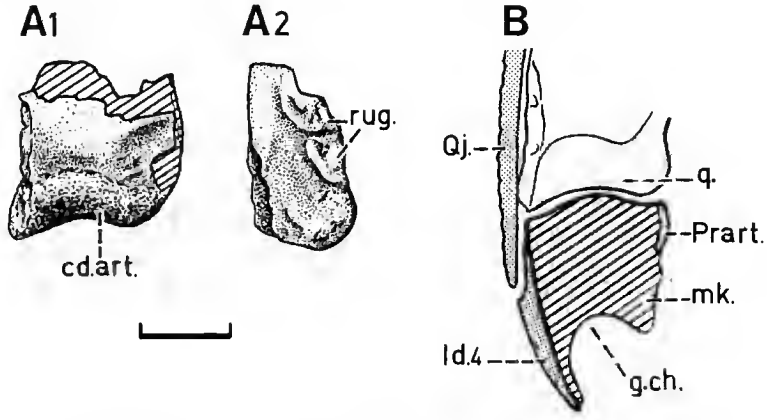


FIG. 5. — Eusthenopteridae gen. et sp. indet., Famennien du Tafilalt, Maroc. Spécimen MNHN (Paris) n° MCD 42. A, portion quadratique du palatocarré en vue antérieure (1) et latérale (2) ; B, section transversale au niveau de l'articulation quadrato-mandibulaire, qui montre la position probable du condyle articulaire du carré. (Échelle : 1 cm.)

3. **Séries submandibulaire et gulaire** (fig. 6 ; pl. 1, 1a, 5, 7)

Trois plaques submandibulaires (branchiostèges ; *Sm. 5-7*, fig. 6) postérieures incomplètes sont demeurées en place, quoique très légèrement déplacées dorsalement, le long de la mandibule droite. Le premier submandibulaire (*Sm. 7*, fig. 6), reconstitué à partir de celui du côté gauche, porte deux pit-lines. Les autres plaques submandibulaires sont allongées et séparées par des sutures recouvrantes. La face interne des plaques submandibulaires porte un épais coussinet osseux qui vient s'insérer contre le bord ventral de la série infradentaire.

La plaque gulaire droite est surtout conservée à l'état d'empreinte et est demeurée pratiquement en place (*Gu*, fig. 1, 6).

4. **La série operculaire** (fig. 1)

Cette série d'os dermiques n'est représentée que par un mince fragment de l'opercule (*Op.*, fig. 1) et un fragment du sous-opercule (*Sop.*, fig. 1). Le fragment d'opercule, dont seul le bord antérieur présente une limite naturelle, correspond à la partie antéro-ventrale de l'os. Le fragment de sous-opercule correspond à sa pointe antéro-dorsale, ainsi qu'à une partie de ses bords dorsal et antérieur. Le long de ce bord antérieur se trouve, sur la face interne, une crête saillante déjà décrite par JARVIK (1980, fig. 114A) chez *Eusthenopteron*. Cette crête devait longer postérieurement l'hyomandibulaire.

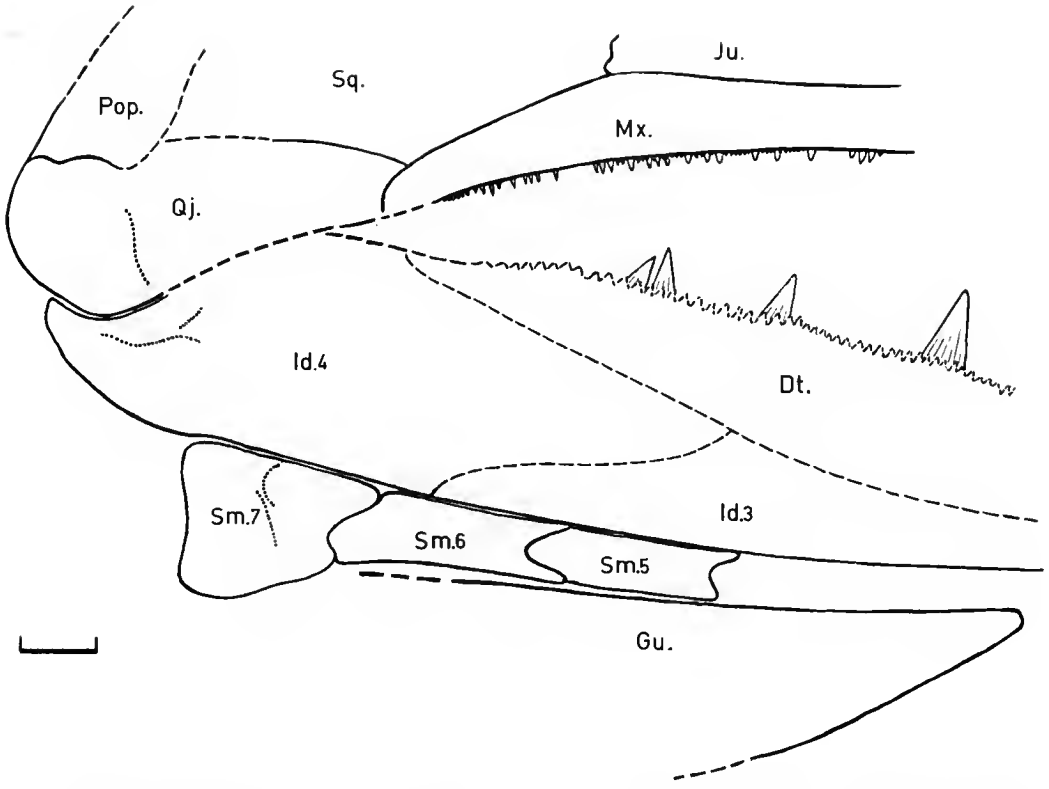


FIG. 6. — Eusthenopteridae gen. et sp. indet., Famennien du Tafilalt, Maroc. Spécimen MNHN (Paris) n° MCD 42. Reconstitution d'une partie de la joue, de la mandibule, de la série mandibulaire et de la plaque gulaire, en vue latérale. (Échelle : 1 cm.)

5. **La ceinture pectorale** (pl. 1, 4)

Un fragment d'os dermique incurvé et attribué à la partie antérieure de la clavicule a été extrait de la gangue. Ce fragment est très semblable à la partie antérieure de la clavicule gauche d'*Eusthenopteron*, mais en diffère par la présence sur son bord latéral d'un bourrelet et d'un méplat qui correspond à l'insertion d'une membrane postbranchiale.

6. **Éléments endosquelettiques isolés** (fig. 5A)

En plus de l'os de Meckel, l'endosquelette est représenté par quelques fragments isolés qui appartiennent tous au palatocarré. Le plus significatif est une portion quadratique du palatocarré qui porte le condyle articulaire (*cd. art.*, fig. 5A 1). Celui-ci comprend deux parties, séparées par un sillon, et s'adapte parfaitement à la fosse articulaire de la mandibule (fig. 5B). Latéralement à ce condyle, la face de l'endosquelette qui se trouvait en contact

avec le quadratojugal présente des rugosités (*rug.*, fig. 5A 2) et de profonds sillons qui devaient livrer passage à des vaisseaux sanguins.

7. **Écailles** (pl. 1, 2, 3)

Deux écailles ont été isolées lors de la préparation du spécimen, l'une trouvée isolée dans la gangue, l'autre plaquée contre la face interne du quadratojugal (pl. 1, 2). Elles sont cycloïdes, et leur surface externe libre est ornée de rides irrégulières confluentes, très voisines par leur aspect de celles d'*Eusthenopteron, Eusthenodon* (Jarvik, 1952, fig. 30 ; 1980, fig. 138B 3-4) et *Marsdenichthys* (Long, 1985, fig. 6). Leur face interne présente la petite bosse médiane considérée par Long (1985) comme caractéristique des Eusthénoptéridés (Andrews, 1985, fig. 5h).

Discussion et conclusion

Les parties de la joue et de la mandibule qui sont conservées sur ce spécimen montrent dans l'ensemble peu de caractères diagnostiques. Seuls les crocs coronoïdiens, plissés et de type polyplocodonte, permettent de l'attribuer au groupe d'Ostéolépiformes où Schultze (1970) a reconnu cette structure dentaire : *Eusthenopteron, Megalichthys, Panderichthys, Rhizodopsis, Rhizodus, Sauripterus, Strepsodus* et *Tristichopterus*. La répartition de ce caractère ne semble cependant pas suggérer un lien de parenté phylogénétique. Tout au plus, s'agirait-il d'un caractère plésiomorphe pour les Ostéolépiformes.

L'absence de cosmine sur les os dermiques permet d'exclure l'attribution de notre spécimen à *Megalichthys*. De même, la forme des écailles ainsi que les caractères morphologiques de la joue excluent *Panderichthys*. L'ornementation vermiculée des os dermiques permet, quant à elle, d'exclure *Strepsodus* chez qui les os dermiques ont une surface lisse, creusée çà et là de profonds sillons ou cupules. La présence d'un apex caréné sur les crocs coronoïdiens est un caractère connu chez *Eusthenopteron* (Jarvik, 1937 : 67, 87 ; Andrews, 1985 : 69) et quelques Rhizodontidae tels que *Strepsodus*.

Il est probable que notre spécimen soit un grand Eusthénoptéridé, tant l'ensemble des caractères observables s'accordent avec la morphologie d'*Eusthenopteron foordi*, à l'exception peut-être du submandibulaire 7 plus large et plus court que chez cette espèce.

Traditionnellement, les Eusthénoptéridés ont été considérés comme dulçaquicoles (Thompson, 1976 ; Janvier, 1977), peut-être parce qu'ils devaient être les « ancêtres » des Tétrapodes et, donc, plus continentaux que les Osteolepididae. Ce spécimen du Maroc est incontestablement marin et son état de conservation, en partie en connexion, suggère l'absence de transport ou de remaniement.

Abréviations

c. pulp., cavité pulpaire ; *cd. art.*, condyle articulaire. *Cor. 2-3*, coronoïdes ; *cr. Ecpt.*, crêtes sur la face interne du maxillaire indiquant l'insertion de l'ectoptérygoïde ; *cr.*, crête sur la face interne du préopercule ; *d. Cor.*, croc coronoïdien ; *Dt.*, dentaire ; *f. add.*, fosse des adducteurs ; *f. art.*, fosse articulaire ; *f. r. md. VII*, foramen pour le rameau buccal du nerf facial ; *f. v.*, foramen pour des sinus veineux ; *f. x.*, foramens vasculaires ; *g. ch.*, gorge pour le cératohyal ; *Gu.*, plaque gulaire ; *Id. 1-4*, infradentaires ; *Ju.*, jugal ; *mk.*, os de Meckel ; *Mx.*, maxillaire ; *Op.*, opercule ; *pl. Id.*, pit-line de l'infradentaire ; *pl. Qj.*, pit-line du quadratojugal ; *Pop.*, préopercule ; *Prart.*, préarticulaire ; *q.*, por-

tion quadratique du palatocarré ; *Qj.*, quadratojugal ; *rug.*, rugosités de la surface de l'os périchondral ; *Sop*, sous-operculaire ; *Sq.*, squamosal ; *S. r. Qj.*, surface recouverte par le quadratojugal ; *s. r. Sm.*, surface recouverte par la série submandibulaire.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANDREWS, M. S., 1985. — Rhizodont crossopterygian fish from the Dinantian of Foulden, Berwickshire, Scotland, with a reevaluation of this group. *Trans. R. Soc. Edinb.*, Earth Sciences, **76** : 67-95.

HOLLARD, H., 1981. — Principaux caractères des formations dévoniennes de l'Anti-Atlas. *Notes Serv. géol. Maroc*, **42** : 15-22.

HOLMES, E. B., 1985. — Are lungfishes the sister group of Tetrapods ? *Biol. J. Linn. Soc.*, **25** : 379-397.

JANVIER, P., 1977. — Vertébrés dévoniens de deux nouveaux gisements du Moyen-Orient. Le problème des relations intercontinentales au Paléozoïque moyen, vu à la lumière de la paléobiogéographie des Rhipidistiens ostéolépiformes et des premiers Tétrapodes. *Annls Soc. géol. N.*, **97** : 374-382.

JARVIK, E., 1937. — On the species *Eusthenopteron* found in Russia and the Baltic States. *Bull. geol. Instn Univ. Uppsala*, **27** : 63-127.

— 1944. — On the dermal bones, sensory canals and pit-lines of the skull in *Eusthenopteron foordi* Whiteaves, with some remarks on *E. säve- söderberghi* Jarvik. *K. svenska VetenskAkad. Handl.*, ser. 3, **21** : 3-48.

— 1952. — On the fish-like tail in the Ichthyostegid stegocephalians. *Medd. Grønland*, **114** (12) : 6-90.

— 1980. — Basic structure and Evolution of Vertebrates. Vol. 1. Academic Press, London & New York, 576 p.

— 1982. — Review of : Lungfishes, Tetrapods, Paleontology and Plesiomorphy, by D. ROSEN *et al.*, *Syst. Zool.*, **30** (3) : 378-384.

LEHMAN, J.-P., 1977. — Sur la présence d'un Ostéolépiforme dans le Dévonien supérieur du Tafilalt. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **285** (2) : 151-153.

— 1978. — A propos de deux poissons du Famennien du Tafilalt. *Annls Paléont. (Vert.)*, **64** (2) : 143-152.

LONG, J., 1985. — The structure and relationships of a new osteolepiform fish from the late Devonian of Victoria, Australia. *Alcheringa*, **9** : 1-22.

ROSEN, D., P. L. FOREY, B. G. GARDINER & C. PATTERSON, 1981. — Lungfishes, Tetrapods, Paleontology and Plesiomorphy. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **167** (4) : 159-276.

SCHULTZE, H. P., 1970. — Folded teeth and the monophyletic origin of Tetrapods. *Am. Mus. Nov.*, 2408 : 1-10.

— 1981. — Hennig und der Urspung der Tetrapoda. *Paläont. Z.*, **55** (1) : 71-86.

SCHULTZE, H. P., & M. ARSENAULT, 1985. — The panderichthyid fish *Elpistostege*, a close relative of Tetrapods ? *Palaeontology*, **28** (2) : 293-309.

THOMPSON, K. S., 1976. — The faunal relationships of rhipidistian fishes (Crossopterygii) from the Catskill (Upper Devonian) of Pennsylvania. *J. Paleont.*, **50** (6) : 1203-1208.

VOROBJEVA, E. I., 1977. — (Morphologie et tendances évolutives chez les poissons crossoptérygiens). *Trudy paleont. Inst.*, Akad. nauk. SSSR, **163** : 1-240. (En russe.)

ZIEGLER, W., & C. A. SANDBERG, 1984. — Important candidate sections for stratotype of conodont-based Devonian-Carboniferous boundary. *In* The Devonian-Carboniferous boundary (E. Paproth & M. Streel eds.). *Cour. Forsch. Inst. Senckenberg.*, **67** : 231-239.

PLANCHE I

Eusthenopteridae gen. et sp. indet., Famennien du Tafilalt, Maroc. Spécimen MNHN (Paris) n° MCD 42.

1 — Mandibule droite en vues médiale (a), dorsale (b) et ventrale (c).
2 — Joue en vue médiale avec fragments de l'opercule et du préopercule et une écaille plaquée contre le quadratojugal.
3 — Écaille isolée, vue externe.
4 — Fragment possible de clavicule gauche en vues interne (a) et externe (b).
5 — Submandibulaire 7 en vues externe (a) et interne (b).
6 — Fragment possible de préopercule gauche, vues externe (a) et interne (b).
7 — Submandibulaire antérieur gauche, vues externe (a) et interne (b).

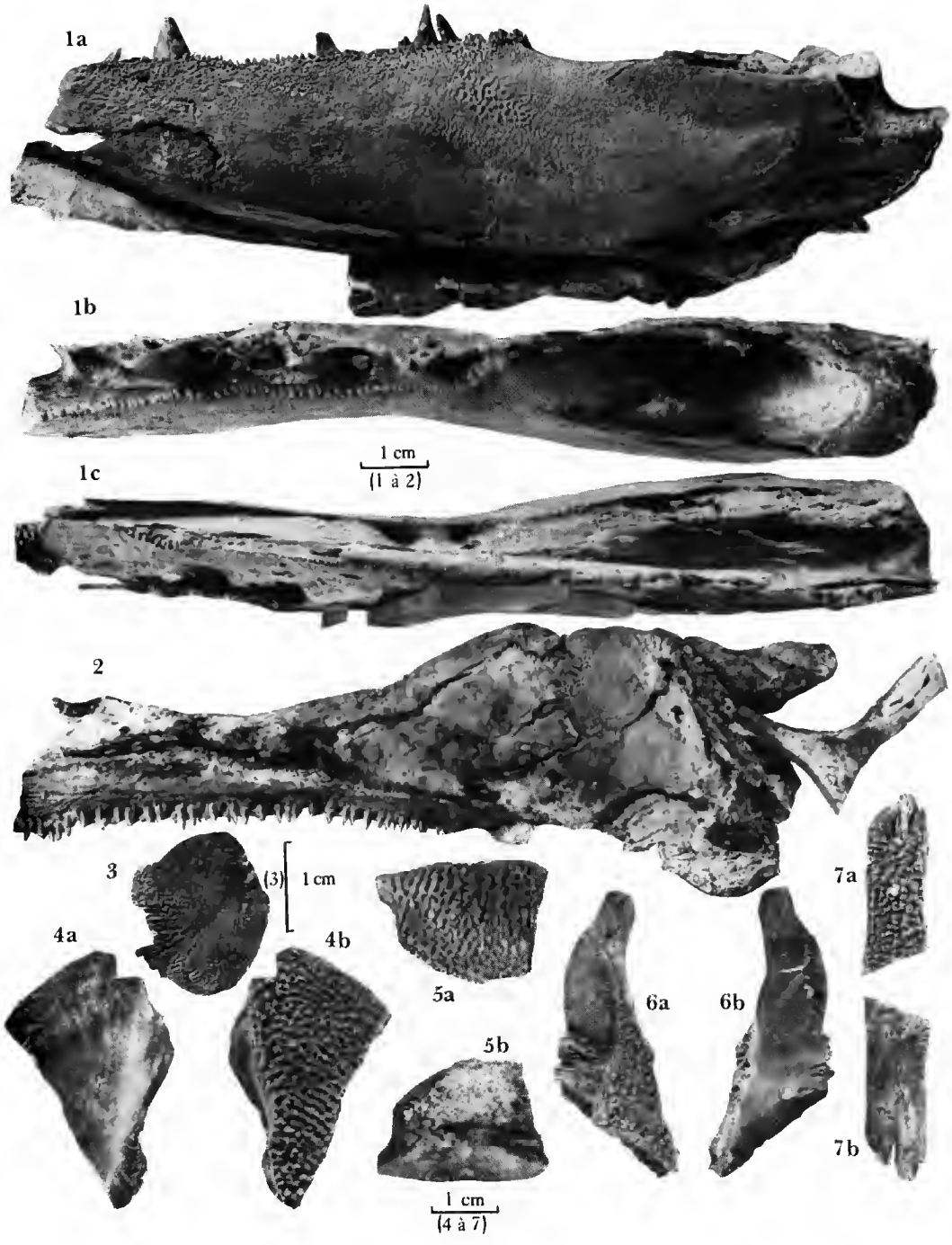


PLANCHE I

PLANCHE II

Dents et écaille isolées extraites de la gangue lors de la préparation du spécimen MNHN (Paris) n° MCD 42.

1 — Petite dent polyplocodonte carénée probablement détachée de l'Eusthénoptéridé gen. et sp. indet, × 22.
2 — Fragment d'écaille probablement perforée par des Spongiaires et montrant l'ornementation des écailles du spécimen n° MCD 42, × 11.
3 — Petite dent isolée, peut-être du spécimen n° MCD 42, (a) × 22 et vue de détail des stries de sa surface (b) × 75.
4 — Germe de croc coronoïdien, (a) × 34 montrant un début d'usure de son apex (b) × 150 et les minuscules ridules de sa surface (c) × 1500.

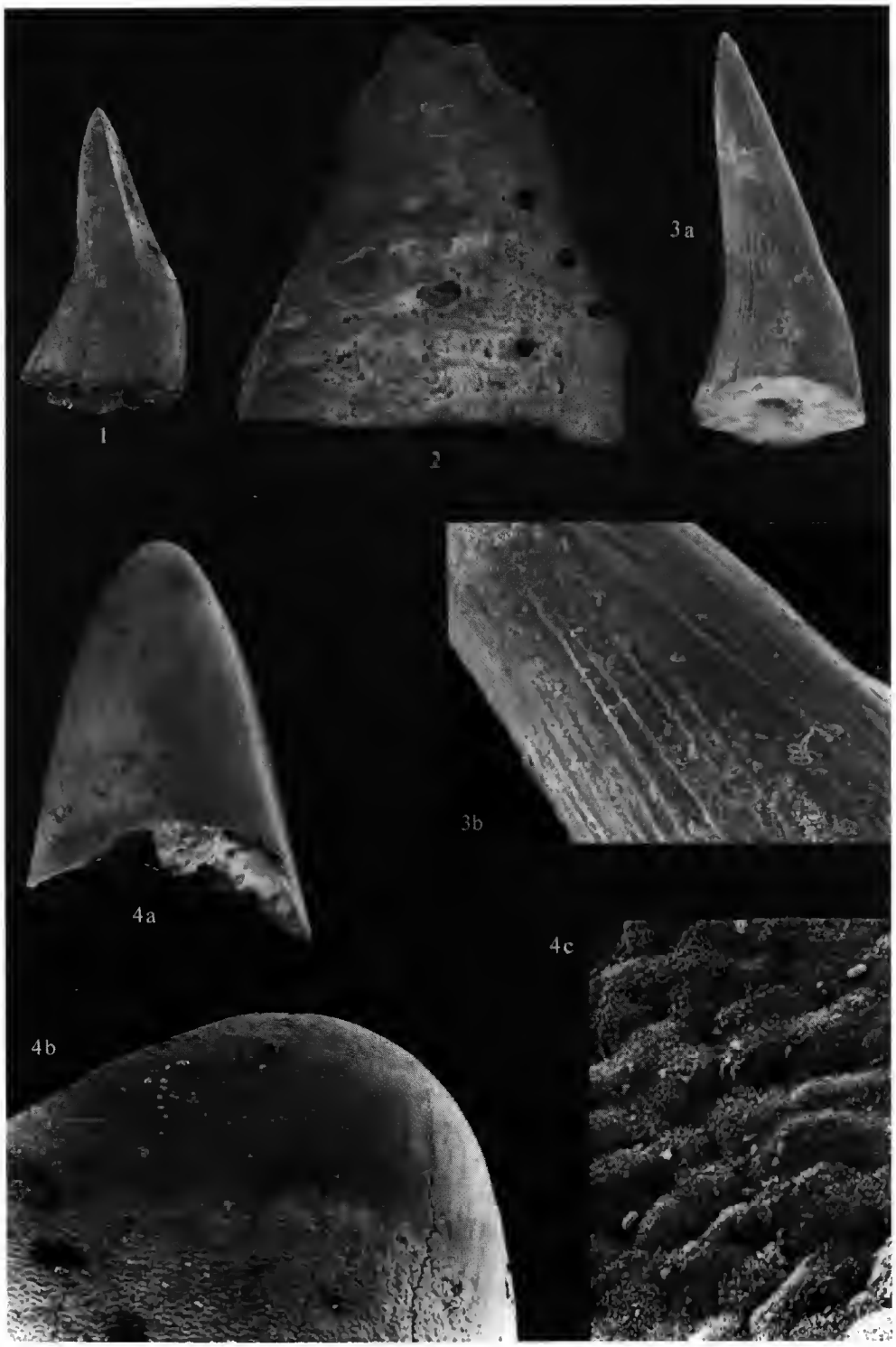


PLANCHE II

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **8**, 1986,
section C, n° 3 : 367-391.

Les plaques gnathales de *Plourdosteus canadensis* (Placodermi, Arthrodira) du Dévonien supérieur du Québec (Canada) : remarques sur la croissance dentaire et la mécanique masticatrice

par Daniel VÉZINA

Résumé. — *Plourdosteus canadensis* est le seul Arthrodire (Placoderme) retrouvé dans la Formation d'Escuminac, Frasnien, Québec, Canada. Parmi les pièces retrouvées, les plaques gnathales sont nombreuses et leur état de conservation a permis d'approfondir l'étude de la croissance et d'aborder, grâce à des individus complets, quelques aspects de la mécanique masticatrice. L'observation des stries d'usure sur la crête tranchante des plaques gnathales a permis de déduire que les mouvements d'adduction et d'abduction étaient préférentiels aux mouvements de propulsion et de rétropulsion. L'importance de la surface d'usure des supérognathaux par rapport aux inférognathaux est due à une articulation carré-inférognathal, par l'intermédiaire du cartilage de Meckel, inférieure au plan cisaillant des crêtes tranchantes et à une symphyse mandibulaire relativement mobile.

Abstract. — *Plourdosteus canadensis* is the only arthrodire (Placodermi) recorded from the Escuminac Formation, Frasnian dated, Quebec, Canada. Its gnathal plates are very well preserved, and it has been possible to study their growth and function. The study of the morphology of the biting areas of gnathal plates indicates that they moved in a preferentially vertical shearing plane, due to the orientation of the articulation between the lower jaw and the quadrate. The only possible movements of the inferognathal are adduction and abduction. Propulsion and retropulsion movements are not considered to occur during the biting action. Finally, these movements caused a larger development of the biting areas of the upper gnathal plates, since the mandibular symphysis was relatively mobile.

Zusammenfassung. — *Plourdosteus canadensis* ist der einzige Arthrodire (Placodermi) der in der Escuminac Formation, die als Frasnian datiert, gefunden wurde. Seine Kauplatten sind sehr gut erhasten, so dass Wachstum und Funktion derselben untersucht werden könnten. Die morphologischen Untersuchungen der Biss-Region der Kauplatten weist darauf hin, dass diese vornehmlich in vertikaler Richtung bewegt wurden, auf Grund der Lage des Gelenks zwischen Unterkiefer und Quadratum. Das Unterkiefer kann für Ad-und Abduktionsbewegungen ausführen. Bewegungen nach vorn und hinten kommen für den Beiss-Vorgang nicht in Betracht. Diese Auf-und Abbewegungen verursachten schliesslich, eine Vergrösserung der Biss-Region der oberen Kauplatten da die Unterkiefer-Symphyse relativ bewegungfähig war.

D. VÉZINA, *Muséum national d'Histoire naturelle, Institut de Paléontologie, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*

INTRODUCTION

Depuis 1976, la Formation d'Escuminac, affleurant sur le versant nord de la rivière Restigouche (Québec, Canada), est exploitée chaque été par le gouvernement du Québec. La

faune de ce gisement, très diversifiée (v. ØRVIG, 1957 : 371), comprend entre autres un Arthrodire : *Plourdosteus canadensis* (Woodward).

Les principaux travaux descriptifs qui concernent la croissance des plaques gnathales de *Plourdosteus canadensis* sont dus à ØRVIG (1973, 1980). La mise au point d'une technique de dégagement à l'acide formique adaptée à ce matériel a permis de mettre au jour des pièces gnathales remarquablement bien conservées, en particulier un inférognathal et des supérognathaux d'individus juvéniles. La mise en évidence de l'ensemble des plaques gnathales chez un même individu a, de plus, permis d'aborder quelques problèmes d'anatomie fonctionnelle.

Abréviations

Asg : supérognathal antérieur ; c. m. l : crête mousse latérale ; c. t : crête tranchante ; cu : première cuspide ; cu' : seconde cuspide ; cu. r. d. p. Asg : cuspide de la région dentaire postérieure du supérognathal antérieur ; d. as : dents adsymphysaires ; d. s : dents de semidentine ; d. su : dents surnuméraires ; e. o. l : épaississement osseux latéral ; f. cu. Asg : fossette pour la cuspide située sur le supérognathal antérieur ; f. mm : fosse mentomandibulaire ; Ig : inférognathal ; id : indentation ; l. a. m : lame antérieure masticatrice ; l. p. n. m : lame postérieure non masticatrice ; Psg : supérognathal postérieur ; p. d : processus dorsal ; p. p : processus postérieur ; p. v : processus ventral ; r. d. a. Asg : région dentaire antérieure du supérognathal antérieur ; r. d. a. Ig : région dentaire antérieure de l'inférognathal ; r. d. a. Psg : région dentaire antérieure du supérognathal postérieur ; r. d. l. Psg : région dentaire latérale du supérognathal postérieur ; r. d. m. Asg : région dentaire médiane du supérognathal antérieur ; r. d. m. Ig : région dentaire médiane de l'inférognathal ; r. d. p. Asg : région dentaire postérieure du supérognathal antérieur ; r. d. p. Ig : région dentaire postérieure de l'inférognathal ; r. d. p. Psg : région dentaire postérieure du supérognathal postérieur ; s. av : sillon antéro-ventral ; s. c : stries de croissance.

SYSTÉMATIQUE[1]

Classe PLACODERMI McCoy, 1848

Ordre ARTHRODIRA Woodward, 1891

Sous-ordre COCCOSTEINA Heintz, 1932

Super-famille COCCOSTEOIDEA Denison, 1978

Famille COCCOSTEIDAE Traquair, 1888

Plourdosteus canadensis (Woodward, 1892)

1892 — *Coccosteus canadensis* Woodward : 483, pl. 13, fig. 2C.
1951 — *Plourdosteus canadensis* (Woodward) ; ØRVIG : 322, 326, 394, fig. 2E, 15-17, pl. 1, 2.

Le matériel qui a servi à l'étude des éléments gnathaux est conservé au Musée d'Histoire naturelle de Miguasha (MHNM), sous les numéros suivants, et comprend : MHNM 2-178 : l'ensemble des

1. La classification utilisée ici est celle de DENISON (1978).

plaques gnathales, le crâne, des plaques thoraciques et quelques éléments vertébraux ; MHNM 2-550 : les plaques thoraciques ; MHNM 2-564 : les plaques gnathales, le crâne, des plaques thoraciques ; MHNM 2-571 : les plaques gnathales, le crâne, des plaques thoraciques et la ceinture pelvienne ; MHNM 2-575 : inférognathal et supérognathal postérieur juvéniles ; MHNM 2-812 : inférognathal droit ; MHNM 2-830 : supérognathaux gauches.

Description et mode de croissance

1. **L'inférognathal** (Ig ; fig. 1 à 3, 7 ; pl. I, II C, D, E, III A, B, IV F)

Associé au cartilage de Meckel, l'inférognathal représente la partie dermique de la mâchoire inférieure. Il comprend deux parties, la lame antérieure masticatrice (l. a. m ; fig. 1A, B ; pl. I A, B, C, D), prolongée par la lame postérieure non masticatrice (l. p. n. m ; fig. 1A, B ; pl. I A, B, C, D).

La lame antérieure masticatrice forme la partie dentigère de l'inférognathal et comporte trois régions dentaires distinctes (fig. 1B, 2B ; pl. I B, C ; Ørvig, 1980 : 141) qui ont pu être mises en évidence, sur les exemplaires MHNM 2-812 et 2-830, par radiographie (pl. II A, B, C). La lame antérieure masticatrice présente une torsion antéro-dorsale caractéristique et s'accorde en cela avec la position reconstituée des supérognathaux antérieur et postérieur qui lui sont opposés (fig. 7A).

La lame postérieure est non dentigère ; sa partie la plus postérieure s'articule, par l'intermédiaire d'un cartilage, avec le condyle articulaire de la partie quadratique du palato-carré, dont l'empreinte a été conservée sur le spécimen MHNM 2-178 (pl. IV F). Elle est fixée à la face viscérale de la plaque sousorbitaire postérieure ; sa morphologie est comparable à celle observée chez *Coccosteus cuspidatus* (Miles & Westoll, 1968, fig. 17B ; Miles, 1969, fig. 6F).

Sur le bord antérieur de la lame antérieure masticatrice on distingue la région dentaire antérieure (r. d. a. Ig ; fig. 1B ; pl. I C, II C, III B) portant une rangée de dents adsymphysaires (d. as ; fig. 2 B ; 3 C) constituées de semidentine (Ørvig, 1967). Ces dents se formeraient, selon Ørvig (1980, fig. 29 à 44), dans le tissu trabéculaire pour se fixer par la suite sur l'inférognathal. Le spécimen MHNM 2-812 (fig. 2B ; pl. I C) montre bien que la dent adsymphysaire la plus ventrale n'est pas totalement intégrée à la série dentaire, ce spécimen confirme l'hypothèse d'Ørvig (1980).

Le terme de dent doit cependant être utilisé avec réserve (Hussakoff, 1906 ; Miles, 1969 : 137) puisque à ce stade les dents devaient être soutenues par le cartilage mentomandibulaire (Ørvig, 1980, fig. 20), ou du moins être recouvertes par de la peau, sans avoir de rôle fonctionnel masticateur.

Disposant de spécimens nombreux à des stades de croissance différents, j'ai pu observer sur des inférognathaux d'individus matures, particulièrement le spécimen MHNM 2-564 (fig. 2 C ; pl. III A, B), que l'indentation — l'espace situé entre les deux cuspides pour y loger le supérognathal antérieur — était nettement plus ouverte que sur les inférognathaux de stade juvénile (MHNM 2-575, fig. 3 B ; pl. II D, E). Cette même disposition se retrouve sur un spécimen figuré par Bryant (1934, pl. 5). L'ouverture de cette indentation provient du fait que, liées au mouvement d'occlusion, les dents adsymphysaires de la région dentaire antérieure sont progressivement incorporées, par usure, à la crête tranchante pour former la

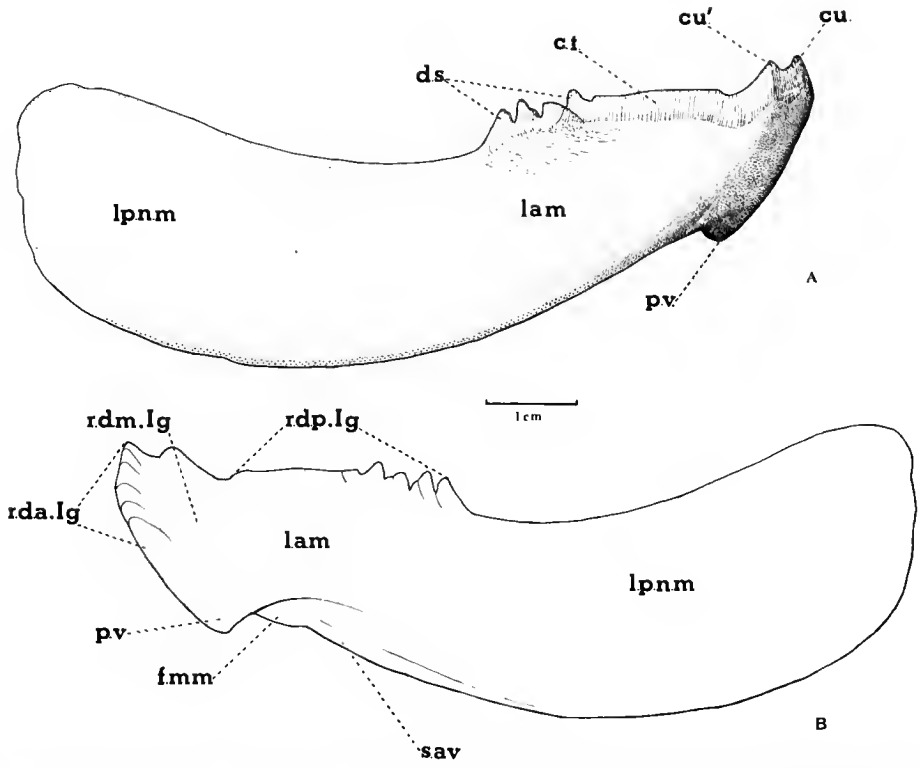


FIG. 1. — *Plourdosteus canadensis* (Woodward, 1892), Frasnien de la Formation d'Escuminac, Québec. Inférognathal droit, MHNM 2-812 : A, vue labiale, B, vue linguale.

première cuspide (cu ; fig. 1A, 2A, C ; pl. I D, 3A). Cette usure pourrait être accélérée par le contact avec le substrat, lors de la capture de proies benthiques. L'usure dentaire associée à la croissance vers le bas du processus ventral de l'inférognathal provoque un changement d'orientation de la première cuspide, ouvrant ainsi l'indentation (p.v. ; fig. 1A, B, 2A, B, C, 3B, C ; pl. I D, III B ; ØRVIG, 1980, fig. 40 à 44). La première cuspide se retrouve alors dans un plan inférieur par rapport à la seconde (cu' ; fig. 1A, B ; 2A, B, C ; 3B, C ; pl. III A, B).

Au cours de la croissance, la région dentaire médiane (r. d. m. Ig ; fig. 1B ; pl. I C, II C), qui correspond à la deuxième cuspide et à la colonne de semidentine, prend plus d'importance et les régions dentaires antérieure et postérieure s'individualisent.

La région dentaire postérieure (r. d. p. Ig ; fig. 1B, 2B, C, 3B, C ; pl. I B, C, II C, D, E) est formée d'un nombre variable de dents constituées de semidentine. Chez les individus juvéniles elles sont plus nombreuses et fonctionnelles, car la crête tranchante est à peine formée et basse (MHNM 2-575 ; fig. 3B ; pl. II D, E ; DENISON, 1958, fig. 101E). On remarque que cette région dentigère est caractérisée par un épaississement osseux latéral (e. o. l ; fig. 2A, C). GOUJET (1984 : 111) interprète l'absence de cet épaississement chez *Dicksonos-*

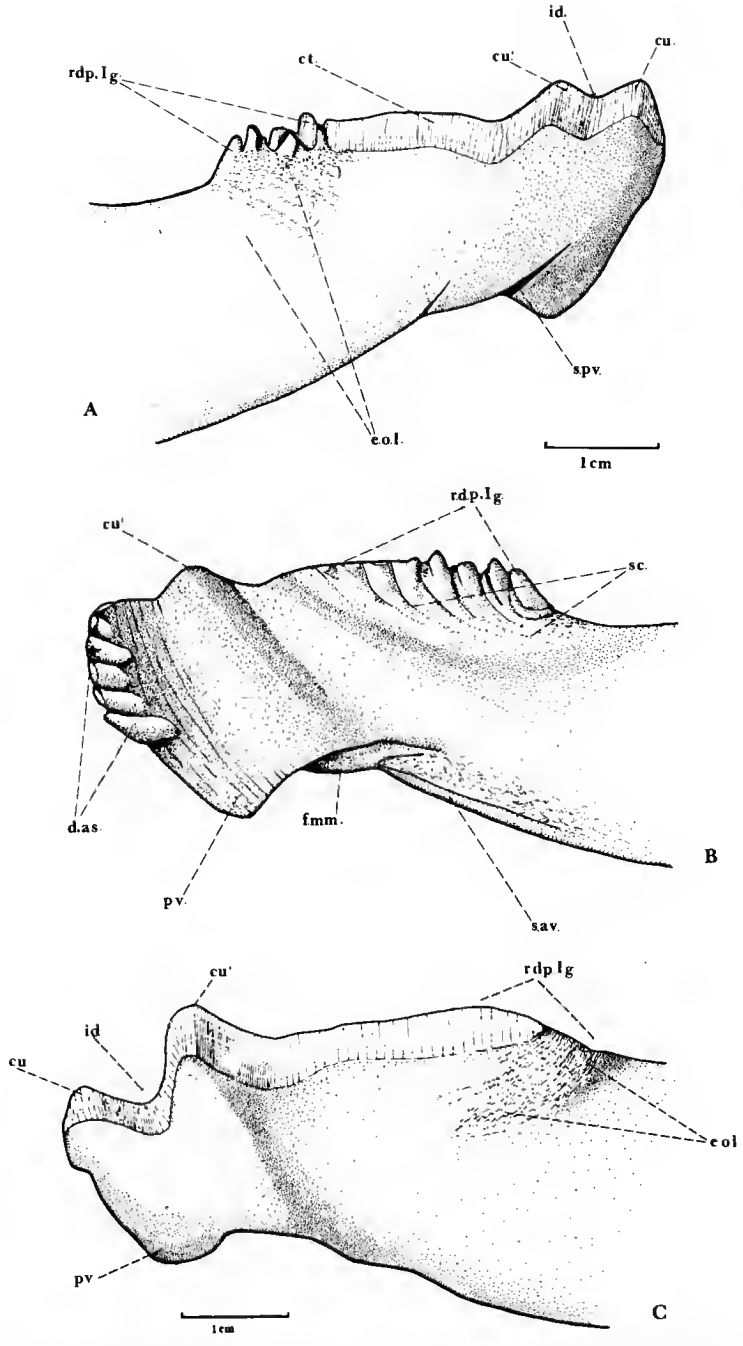


FIG. 2. — *Plourdosteus canadensis* (Woodward, 1892), Frasnien de la Formation d'Escuminac, Québec. A, B, détails de la lame antérieure masticatrice de l'inférognathal droit, MHNM 2-812 : A, vue labiale, B, vue linguale, C, lame antérieure masticatrice de l'inférognathal gauche, MHNM 2-564, en vue labiale.

teus comme étant une faible spécialisation de l'inférognathal. L'épaississement osseux latéral, chez *Plourdosteus canadensis*, pourrait être considéré comme un caractère spécialisé de l'inférognathal.

Dans les tous premiers stades de formation de l'inférognathal les dents adsymphysaires de la région dentaire antérieure et celles de la région dentaire postérieure devaient être en continuité pour ne former qu'une seule et même unité masticatrice (fig. 3 A). Cependant, plusieurs formes d'Arthrodires adultes possèdent une seule unité masticatrice ; c'est le cas chez les « Arctolepida » (DENISON, 1958, fig. 101), *Dicksonosteus* (GOUJET, 1975, 1984, fig. 40), *Antineosteus* (LELIÈVRE, 1984, fig. 14), ainsi que sur des inférognathaux juvéniles de *Coccosteus cuspidatus* (MILES & WESTOLL, 1968 : 414, fig. 21A, B, C), *Camuropiscis concinnus* (DENNIS & MILES, 1979, fig. 14), *Incisoscutum ritchiei* (DENNIS & MILES, 1981, fig. 12). Les dents adsymphysaires de cette unité tranchante deviennent par la suite partie intégrante de la crête tranchante à laquelle elles s'intègrent, par usure, lors de la croissance (fig. 3B, C). Elles assurent ainsi un apport de matériel dur qui renforce la crête tranchante lors des mouvements de cisaillement.

Les dents adsymphysaires de la région dentaire antérieure, qui sont horizontales ou subhorizontales chez le jeune, se retrouvent dans le plan vertical chez les individus matures, ce qui est dû en partie à la croissance vers le bas de la région dentaire antérieure, tandis que les dents de la région dentaire postérieure tendent à disparaître (MILES, 1969 : 137). Selon ØRVIG (1980), la lame antérieure masticatrice est formée d'un composant dit « dentaire » correspondant à la zone de croissance active de l'inférognathal. La lame postérieure non masticatrice est formée d'un composant « axial ». Au cours de la vie de l'animal, la lame antérieure masticatrice finit par être en contact avec le composant axial, et inhibe la zone de croissance active de la région dentaire postérieure. Le spécimen MHNM 2-564 (fig. 2C, pl. III A, B) correspond à un individu mature dont la région dentaire postérieure est dépourvue de dents.

2. **Les supérognathaux**

a — *Le supérognathal antérieur* (Asg ; fig. 4, 7 ; pl. II B, III C, D, E, IV A à E)

Le supérognathal antérieur associé au supérognathal postérieur forme la mâchoire supérieure. Fortement arqué vers l'extérieur, son bord supérieur est prolongé par un processus dorsal (p. d ; fig. 4A, B, C ; pl. III C, D, E) très développé.

Sur le bord antéro-médial, on distingue, selon les spécimens, un nombre variable de dents adsymphysaires disposées en une rangée verticale qui forme la région dentaire antérieure (fig. 4A-G ; pl. II B, III D, IV B, D, E) et rappelle la série de dents adsymphysaires sur l'inférognathal. Chez les individus juvéniles (MHNM 2-571 ; fig. 4D, E, F ; pl. IV A, B), l'orientation de ces dents est subhorizontale ; c'est également le cas chez *Camuropiscis concinnus* (DENNIS & MILES, 1979, fig. 12). La crête tranchante qui résulte de l'usure due à l'occlusion avec la lame antérieure masticatrice de l'inférognathal est formée de dents chez les individus juvéniles (v. ØRVIG, 1973). La cuspide centrale qui, chez l'adulte, marque la position de la colonne de semidentine est formée chez un individu juvénile de deux dents (fig. 4D, E, F ; pl. IV A, B).

La région dentaire postérieure ne comporte qu'une seule cuspide chez les individus matures (MHNM 2-830 ; cu. r. d. p. Asg ; fig. 4A, B ; pl. III C, E), qui se loge dans une

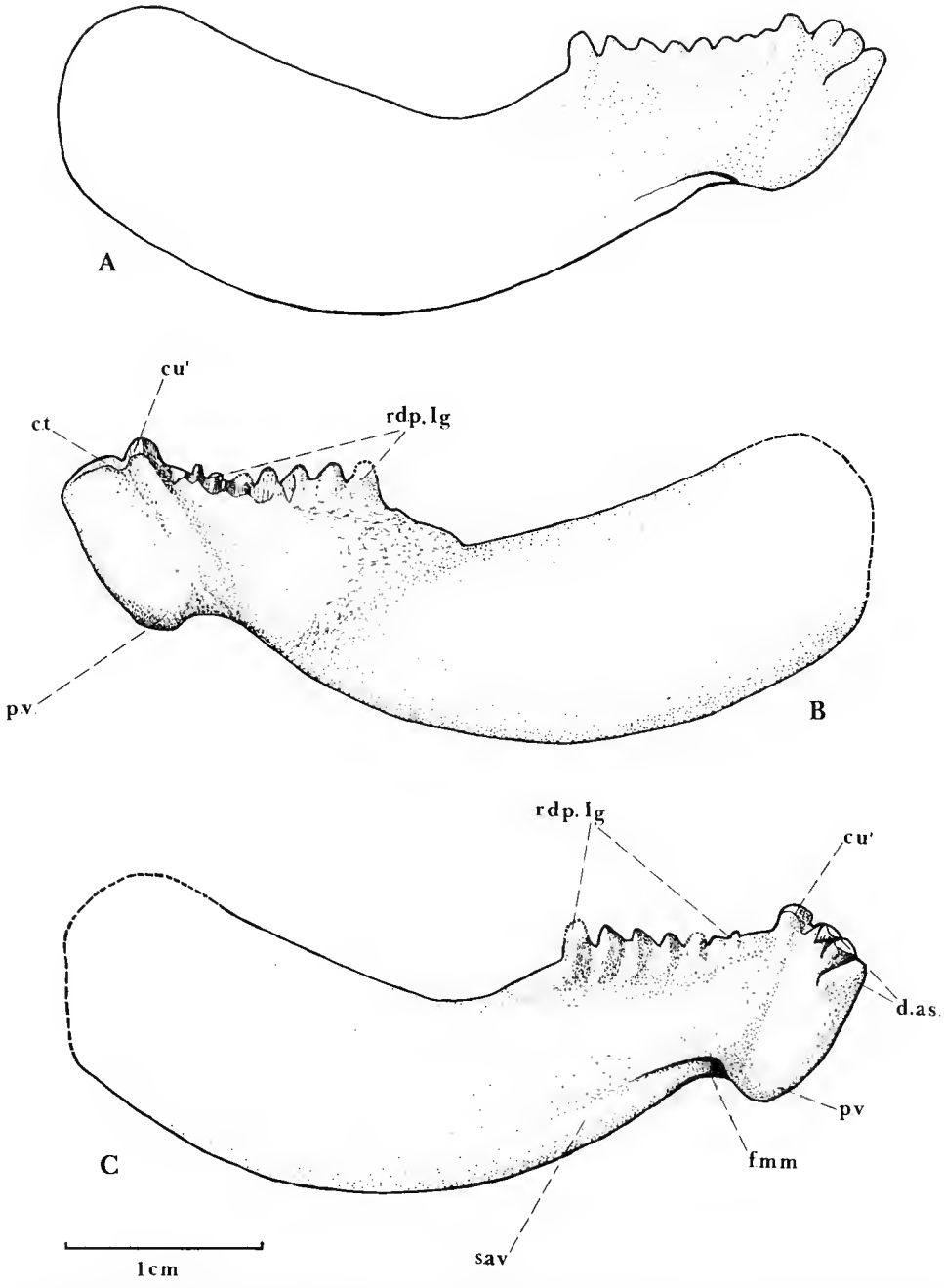


FIG. 3. — *Plourdosteus canadensis* (Woodward, 1892), Frasnien de la Formation d'Escuminac, Québec. A, stade de croissance hypothétique d'un inférognathal juvénile, vue linguale ; B, C, inférognathal juvénile gauche, MHNM 2-575 : B, vue labiale, C, vue linguale.

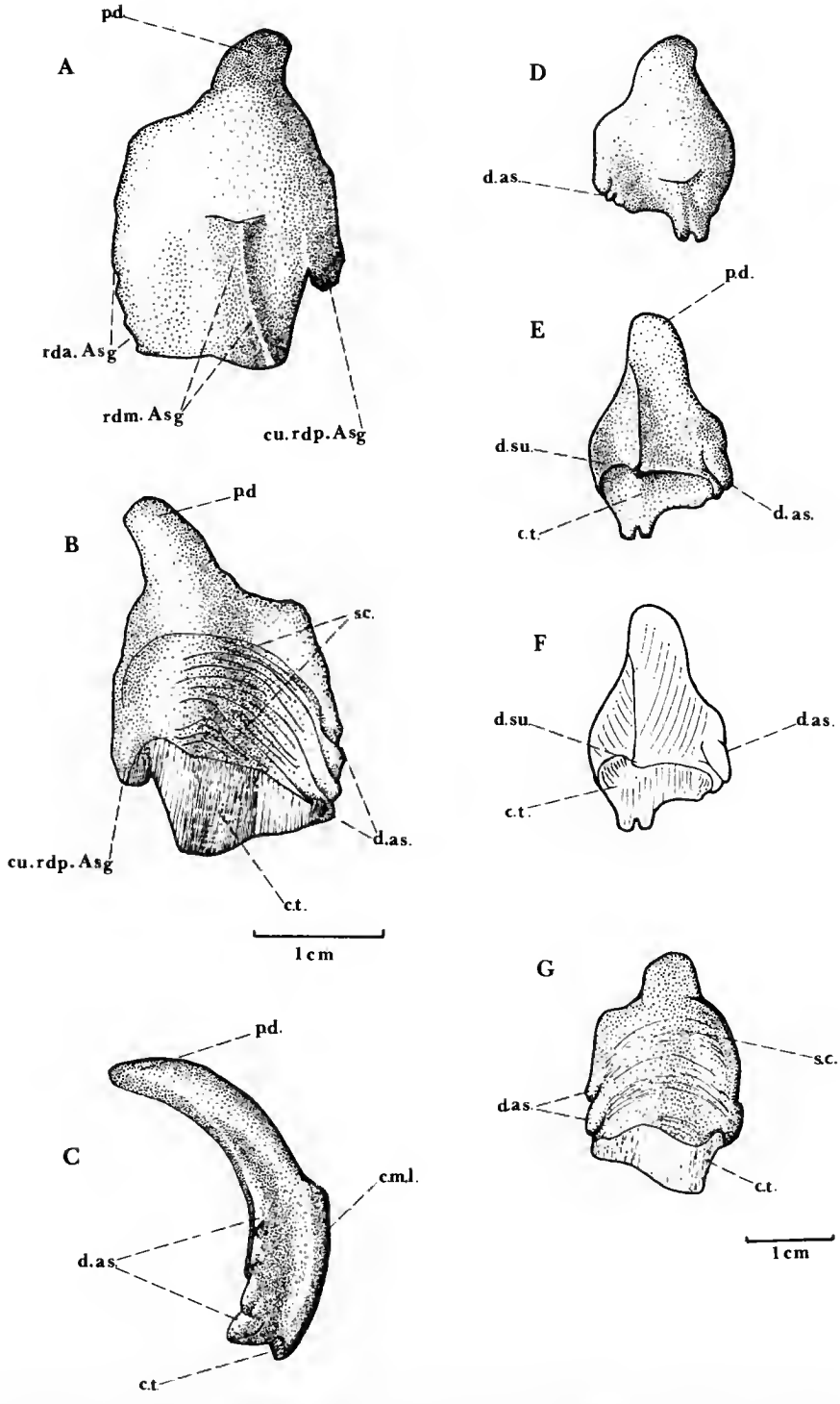


FIG. 4. — *Plourdosteus canadensis* (Woodward, 1892), Frasnien de la Formation d'Escuminac, Québec. A, B, C, supérognathal antérieur gauche, MHNM 2-830 : A, vue labiale, B, vue linguale, C, vue antéro-médiale ; D, E, F, supérognathal antérieur gauche, stade juvénile, MHNM 2-571 : D, vue labiale, E, vue linguale, F, vue linguale illustrant la striation orientée vers la dent surnuméraire ; G, supérognathal antérieur droit, MHNM 2-564, en vue linguale.

fossette située sur la région dentaire antérieure du supérognathal postérieur (MHNM 2-830 ; f. cu. Asg ; fig. 5B, C ; pl. V D).

b — *Le supérognathal postérieur* (Psg ; fig. 5, 6, 7 ; pl. V)

Cette plaque gnathale forme la partie postérieure de la mâchoire supérieure. La région dentaire latérale (r. d. l. Psg ; fig. 5A, B, 6A, B, C, E ; pl. V A, C, E) est la plus développée et possède une série de dents dont l'orientation diffère selon les stades de croissance. Dirigée vers le bas chez les individus juvéniles (fig. 6A, B, E ; pl. V A ; *Camuropiscis concinnus* Dennis & Miles, 1979, fig. 13), elle perd son rôle masticateur chez les individus matures, lorsque la crête tranchante est bien développée (fig. 5A, B, 6C, D ; pl. V D, F). A ce stade, elle acquiert une position verticale ou subverticale ; les dents sont alors dirigées vers la région dentaire postérieure (r. d. p. Psg ; fig. 5A, B, 6C, D ; pl. V C, D, E, F).

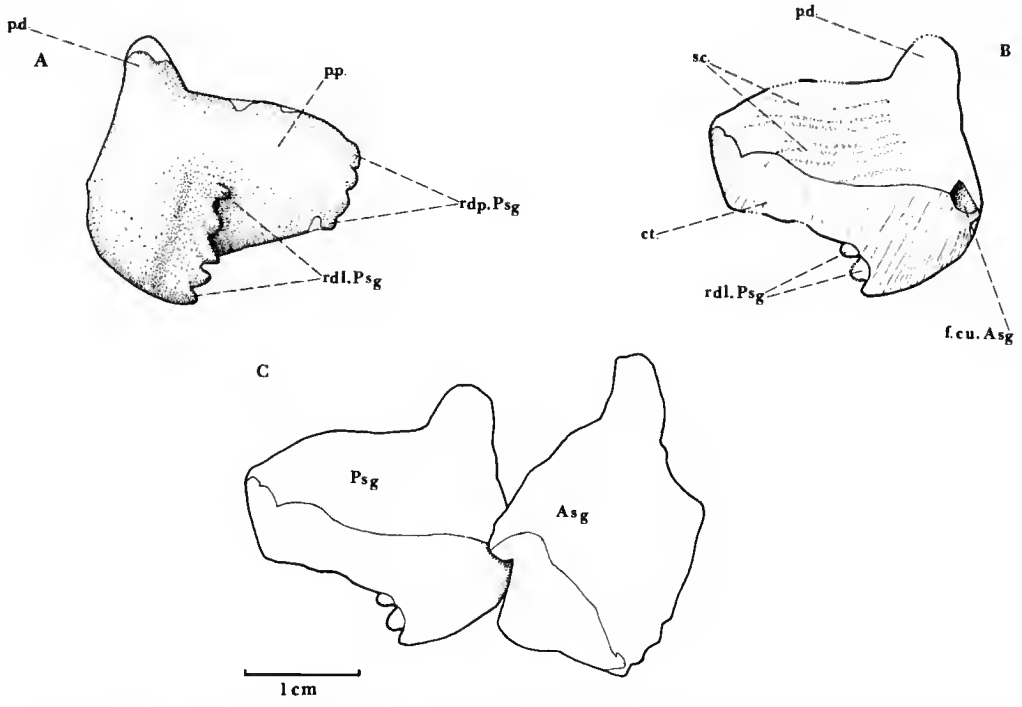


FIG. 5. — *Plourdosteus canadensis* (Woodward, 1892), Frasnien de la Formation d'Escuminac, Québec. A, B, supérognathal postérieur gauche, MHNM 2-830 ; A, vue labiale, B, vue linguale, C, essais de reconstitution de la position des supérognathaux entre eux, en vue linguale.

La croissance des supérognathaux se fait par apposition d'os trabéculaire. ØRVIG (1973, 1980) décrit une série de stries de croissance, primaires et secondaires, qui correspondent à chacune des dents adsymphysaires. Ce mode de croissance n'a pu être vérifié sur le présent matériel. De plus, sur les supérognathaux juvéniles (MHNM 2-571, 2-575) aucune strie n'est comparable à celles décrites par ØRVIG. Sur les pièces d'individus matures, à chacune des

dents adsymphysaires correspond un grand nombre de stries (MHNM 2-550, 2-564, 2-830). Si les dents adsymphysaires des supérognathaux prennent naissance dans le tissu trabéculaire pour s'y fixer par la suite, les stries observées sur les supérognathaux seraient dues à la superposition de l'os trabéculaire, mais ne seraient pas obligatoirement en relation avec le rythme de la fixation des dents.

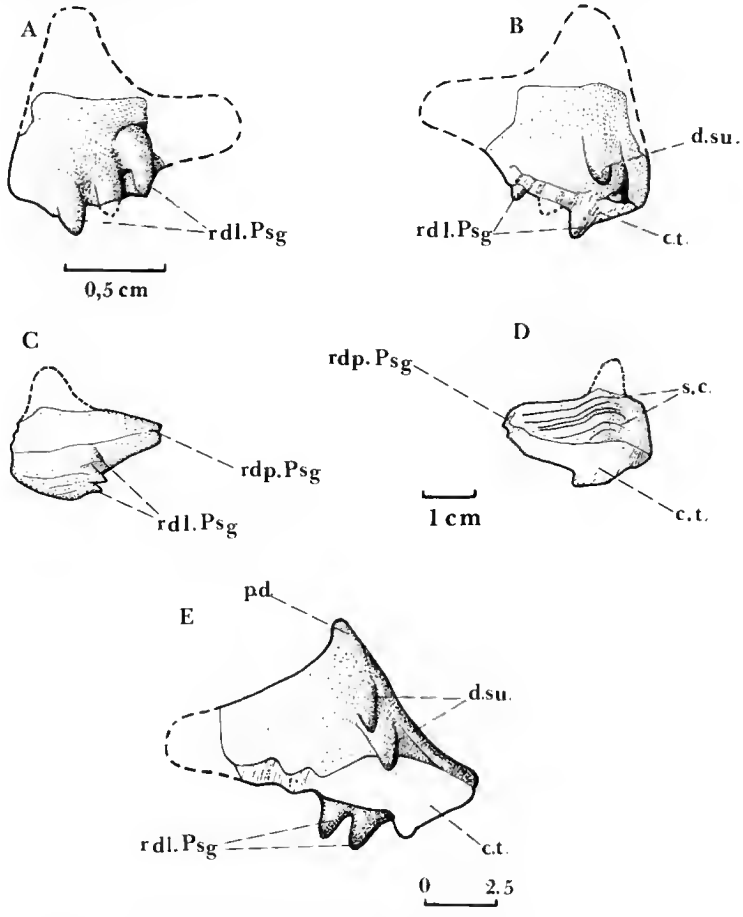


FIG. 6. — *Plourdosteus canadensis* (Woodward, 1892), Frasnien de la Formation d'Escuminac, Québec. A, B, supérognathal postérieur gauche juvénile, MHNM 2-575 : A, vue labiale, B, vue linguale ; C, D, supérognathal postérieur gauche, MHNM 2-550 : C, vue labiale, D, vue linguale, E, supérognathal postérieur gauche juvénile, MHNM 2-571, en vue linguale.

Les supérognathaux des spécimens juvéniles présentent, sur leur face linguale, des dents surnuméraires (d. su ; fig. 4E, F, 6B, E ; pl. IV B, V B) ; celles-ci existent aussi chez *Harrytoombsia elegans* (MILES & DENNIS, 1979, fig. 8A, B), *Coccosteus cuspidatus* (MILES & WESTOLL, 1968, pl. XI), ainsi que sur un inférognathal d'un Coccosteidae indéterminé de Bergish Gladbach (ØRVIG, 1980, fig. 57). Dans nos deux cas, elles font irruption dans la

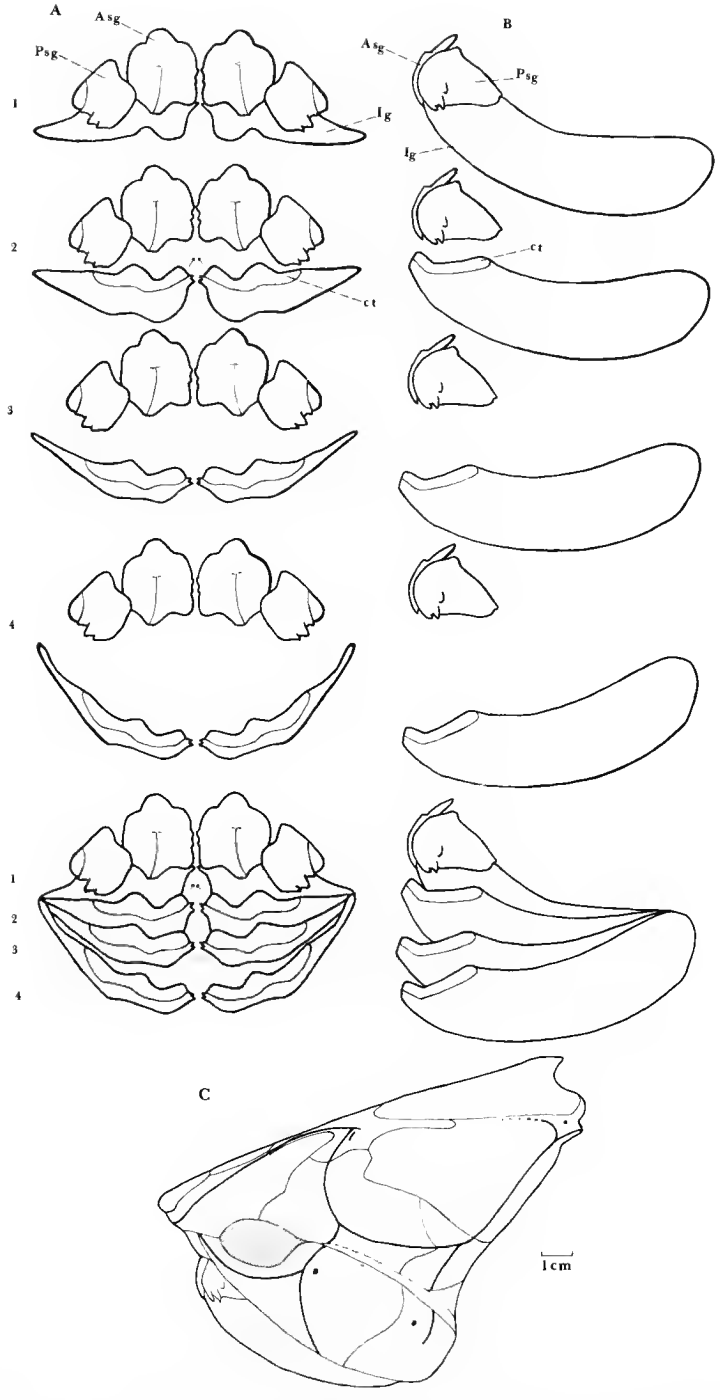


FIG. 7. — *Plourdosteus canadensis* (Woodward, 1892), Frasnien de la Formation d'Escuminac, Québec. Représentation hypothétique des mouvements de l'inférognathal lors de l'abduction et de l'adduction, d'après MHNM 2-564 : A, vue de face, B, vue latérale gauche, C, en position avec le crâne.

région dentaire médiane, sur la colonne de semidentine. Sur le spécimen juvénile (MHNM 2-571, 2-575), les stries sont orientées en direction de la dent surnuméraire (fig. 4F ; pl. IV B). La formation de la colonne de semidentine pourrait résulter de la fusion des dents surnuméraires. La présence de ces dents pourrait également témoigner de la persistance d'un caractère primitif (v. ØRVIG, 1980 : 157), rappelant les séries radiaires tuberculées de *Bullerichtys fascidens* (DENNIS & MILES, 1980, fig. 11), *Dicksonosteus* et *Arctolepis* (GOUJET, 1984, fig. 39, 82).

ESSAIS D'INTERPRÉTATION DE LA MÉCANIQUE MASTICATRICE

L'observation des pièces gnathales du spécimen MHNM 2-564 montre que l'usure de la crête tranchante est plus importante sur les supérognathaux que sur les inférognathaux, ce qui se traduit par un chanfrein plus élevé sur les supérognathaux. Ceci nous amène à envisager que le mouvement d'occlusion n'est pas comparable à celui d'une paire de ciseaux (HEINTZ, 1932 ; WATSON, 1934) car, s'il en était ainsi, l'abrasion aurait été plus importante sur la partie postérieure de l'inférognathal et moindre sur sa partie antérieure. Comme ØRVIG (1980) l'avait déjà proposé, nous pouvons remarquer que le mouvement d'adduction des inférognathaux contre les supérognathaux, qui eux sont fixés respectivement sur l'endocrâne et sur l'autopalatin (GOUJET, 1975, fig. 4 ; STENSIÖ, 1963, fig. 75), fait que la partie antérieure de l'inférognathal entre en contact d'abord avec le supérognathal antérieur puis avec le supérognathal postérieur. Ceci est vraisemblablement dû à la position de l'articulation postérieure de l'inférognathal qui, chez *Plourdosteus canadensis*, est située dans un plan inférieur à celui du plan de cisaillement des crêtes tranchantes. Au moment du contact occlusal, les régions dentaires antérieures des inférognathaux, qui du vivant de l'animal sont réunies au niveau symphysaire par le cartilage mentomandibulaire (v. *Coccosteus cuspidatus* Miles & Westoll, 1968 ; MILES, 1969), se rapprochaient probablement l'une de l'autre (fig. 7A). Cette mobilité au niveau de la symphyse est nécessaire pour accorder le glissement de l'inférognathal d'abord contre le supérognathal antérieur, puis sur la partie antérieure du supérognathal postérieur, afin de permettre une occlusion totale jusqu'à la région dentaire postérieure du supérognathal postérieur. Cette mobilité, même limitée, permet d'expliquer pourquoi l'usure des crêtes tranchantes des supérognathaux est plus importante que celle des inférognathaux.

L'observation des stries d'usure sur la crête tranchante de l'inférognathal indique que l'adduction des inférognathaux se fait selon un trajet en demi-cercle (fig. 7B, C). Les stries verticales en position d'ouverture de l'inférognathal sont légèrement obliques quand celui-ci est en occlusion, ce qui permet d'en déduire que l'articulation de l'inférognathal au niveau de la partie quadratique du palatocarré permet essentiellement des mouvements de cisaillement, les mouvements de propulsion et de rétropulsion demeurant minimes. D'après MILES (1969 : 137), l'inférognathal de *Coccosteus cuspidatus* n'aurait aucun mouvement latéral, au contraire de l'interprétation que nous retenons ici pour *Plourdosteus*.

L'adduction et l'abduction de l'inférognathal n'ont pas été analysées en relation avec les mouvements de l'articulation cervicale et l'espace nuchal. Leur influence se manifesterait par l'amplitude de l'ouverture buccale (MILES, 1969 : 141 ; fig. 7C), le crâne étant soulevé pendant l'abduction de l'inférognathal.

Le muscle adducteur de l'inférognathal devait être fixé dorsalement sur la face interne du palatocarré et ventralement sur la face latérale externe de l'inférognathal (GOUJET, 1984 : 118 ; SCHAEFFER, 1975 : 107). Son antagoniste, le muscle hypobranchial, se contractait lors de l'abduction des inférognathaux (MILES, 1969 : 138). Chez un animal prédateur comme *Plourdosteus*, l'ensemble de la musculature mandibulaire devait être particulièrement développé, capable de mouvements rapides et brefs afin d'effectuer des mouvements cisaillants.

CONCLUSION

Les pièces gnathales de *Plourdosteus canadensis*, considérées comme juvéniles et qui ont été retrouvées dans la Formation d'Escuminac, ont permis dans un premier temps de mieux comprendre la croissance. L'observation des surfaces d'usures des crêtes tranchantes des différents éléments gnathaux nous a amené à considérer que la position de l'articulation mandibulaire (inférognathal-carré), par l'intermédiaire du cartilage de Meckel, est située sous le plan cisaillant des crêtes tranchantes (fig. 7B, C). Une certaine mobilité au niveau de la symphyse mandibulaire peut expliquer la hauteur plus importante des surfaces d'usure des crêtes tranchantes des supérognathaux par rapport à celle des inférognathaux (fig. 7A). L'orientation des stries d'usure sur les crêtes tranchantes nous a permis d'exclure des mouvements de propulsion et de rétropulsion, ne laissant place qu'à des mouvements de cisaillement (c'est-à-dire d'adduction et d'abduction), rendus possibles par le muscle hypobranchial et par le muscle adducteur de la mandibule, mais aussi par une articulation (inférognathal-carré) relativement fixe.

Remerciements

Je tiens à exprimer mes plus sincères remerciements à MM. Daniel GOUJET et Hervé LELIÈVRE pour leurs critiques et leurs conseils lors de l'élaboration de cet article, à MM. Denis SERRETTE et Lionel MERLETTE pour les prises de vue du matériel fossile, à Mme Brigitte SENUT et M. Herbert THOMAS pour la mise au point du résumé en allemand, et à M. Marius ARSENAULT, du Gouvernement du Québec, pour le prêt du matériel.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BRYANT, W. L., 1934. — The fish fauna of Beartooth Butte, Wyoming. *Proc. Am. phil. Soc.*, Philadelphia, **73** (3) : 127-162.

DENISON, R. H., 1958. — Early Devonian fishes from Utah. Part. 3. Arthrodira. *Fieldiana, Geol.*, **11** (9) : 461-551.

— 1978. — Placodermi, *In* : H. P. SCHULTZE (ed.), Handbook of Paleoichthyology. Stuttgart, New York, Gustav Fischer, **2** : 128 p.

DENNIS, K., & R. S. MILES, 1979. — A second eubrachythoracid arthrodire from Gogo, Western Australia. *J. Linn. Soc.*, Zoology, **67** : 1-29.

DENNIS, K., & R. S. MILES, 1980. — New durophagous arthrodires from Gogo, Western Australia. *J. Linn. Soc.*, Zoology, **69** : 43-85.

DENNIS, K., & R. S. MILES, 1981. — A pachyosteomorph arthrodire from Gogo, Western Australia. *J. Linn. Soc.*, Zoology, **73** : 213-258.

GOUJET, D., 1975. — *Dicksonosteus*, un nouvel Arthrodire du Dévonien du Spitsberg. Remarques sur le squelette viscéral des Dolichothoraci. *In* : J. P. LEHMAN (éd.), Problèmes actuels de Paléontologie : évolution des Vertébrés. *Colloques int. Cent. natn. Rech. scient.*, **218** : 81-99.

— 1984. — Les poissons Placodermes du Spitsberg. Arthrodires Dolichothoraci de la Formation de Wood Bay (Dévonien inférieur). *Cah. Paléont.* (section vertébrés), CNRS : 284 p.

HEINTZ, A., 1932. — The structure of *Dinichthys*. A contribution to our knowledge of the Arthrodira. *In* : Bashford Dean memory vol., American Museum natural History, **4** : 111-224.

HUSSAKOFF, L., 1906. — Studies on the Arthrodira. *Mem. Am. Mus. nat Hist.*, **9** : 105-154.

LELIÈVRE, H., 1984. — *Antineosteus lehmani* n. g., n. sp., nouveau Brachythoraci du Dévonien inférieur du Maroc présaharien : Remarques sur la paléobiogéographie des Homostéides de l'Emsien. *Annls Paléont.*, Paris, Masson, **70** (2).

MILES, R. S., 1969. — Features of Placoderm diversification and the evolution of the Arthrodire feeding mechanism. *Trans. R. Soc. Edinb.*, **68** : 123-170.

MILES, R. S., & K. DENNIS, 1979. — A primitive Eubrachythoracid Arthrodire from Gogo, Western Australia. *J. Linn. Soc.*, Zoology, **66** : 31-62.

MILES, R. S., & T. S. WESTOLL, 1968. — The Placoderm fish *Coccosteus cuspidatus* Miller ex Agassiz from the Middle Old Red Sandstone of Scotland. 1. Descriptive morphology. *Trans. R. Soc. Edinb.*, **67** : 373-476.

MCCOY, F., 1848. — On some new fossil fish of the Carboniferous period. *Ann. Mag. nat. Hist.*, ser. 2, **2** : 1-10.

ØRVIG, T., 1951. — Histologic studies of Placoderm and fossil Elasmobranchs. 1. The endoskeleton, with remark on the hard tissues of lower vertebrates in general. *Ark. Zool.*, **2** (2) : 231-454.

— 1957. — Remarks on the vertebrate fauna of the Lower Upper Devonian of Escuminac Bay, P.Q., Canada, with special reference to the Porolepiform, Crossopterygians. *Ark. Zool.*, Uppsala, (2), **10** : 367-426.

— 1967. — Phylogeny of tooth tissues : Evolution of some calcified tissues in early vertebrates. *In* : A. E. W. MILES (ed.), Structural and chemical organisation of teeth. New York, London Academic Press, **1** : 45-110.

— 1973. — Acanthodian dentition and its bearing on the relationships of the group. *In* : H. P. SCHULTZE (ed.), Festband W. Gross, *Palaeontographica*, (A), **143** : 119-150.

— 1980. — Histologic studies of Ostracoderms, Placoderms and fossil Elasmobranchs. 3. Structure and growth of gnathalia of certain Arthrodires. *Zool. Scr.*, **9** : 141-159.

SCHAEFFER, B., 1975. — Comments on the origin and basic radiation of the gnathostome fishes with particular reference to the feeding mechanism. *In* : J. P. LEHMAN (éd.), Problèmes actuels de Paléontologie : évolution des Vertébrés. *Colloques int. Cent. natn. Rech. scient.*, **218** : 101-109.

STENSIÖ, E. A., 1963. — Anatomical studies on the Arthrodiran head. Part. 1. *K. svenska Vetensk-Akad. Handl.*, ser. 4, (2) : 1-419.

TRAQUAIR, R. H., 1888. — Notes on the nomenclature of the fishes of the Old Red Sandstones of Great Britain. *Geol. Mag.*, London, **5** : 507-517.

WATSON, D. M. S., 1934. — The interpretation of Arthrodires. *Proc. zool. Soc. Lond.* : 437-464.

WOODWARD, A. S., 1891. — Catalogue of fossil fishes in the British Museum (Natural History). British Museum (Natural History), London (ed.), Part. 2 : 567 p.

— 1892. — Further contribution to knowledge of the Devonian fish-fauna of Canada. *Geol. Mag.*, London, (3), **9** : 481-485.

PLANCHE I

Plourdosteus canadensis (Woodward, 1892), Frasnien de la Formation d'Escuminac, Québec.

A, B, inférognathal droit, MHNM 2-812 : A, vue labiale, B, vue linguale.
C, D, détail de la lame antérieure masticatrice, MHNM 2-812 : C, vue linguale, D, vue labiale.

A

0 1

B

C

D

PLANCHE I

PLANCHE II

Plourdosteus canadensis (Woodward, 1892), Frasnien de la Formation d'Escuminac, Québec.

Représentation des différentes régions dentaires par radiographie : A, supérognathal postérieur, MHNM 2-830 ; B, supérognathal antérieur, MHNM 2-830 ; C, inférognathal, MHNM 2-812 ; D, E, inférognathal juvénile gauche, MHNM 2-575, vues labiale (D) et linguale (E).

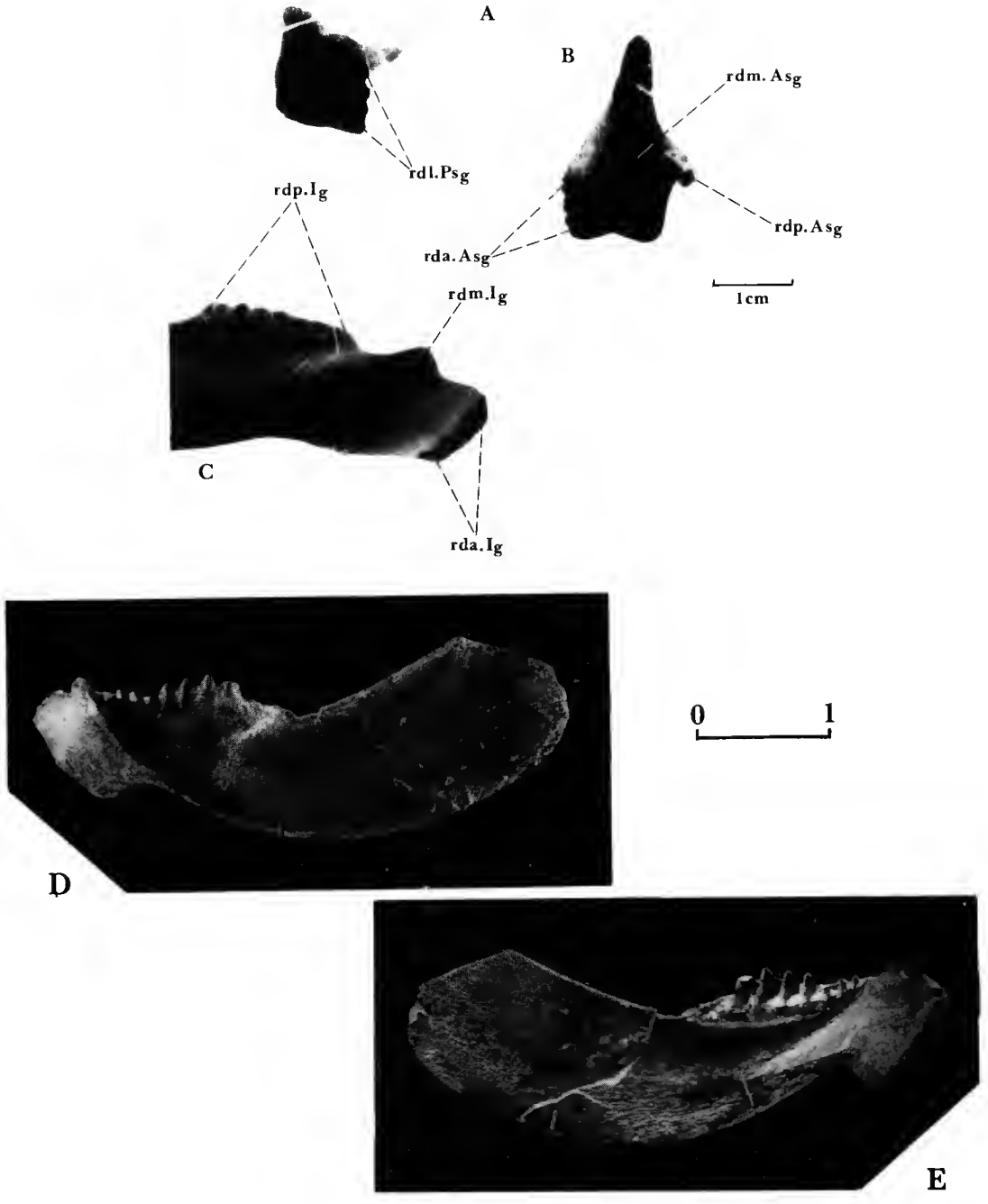
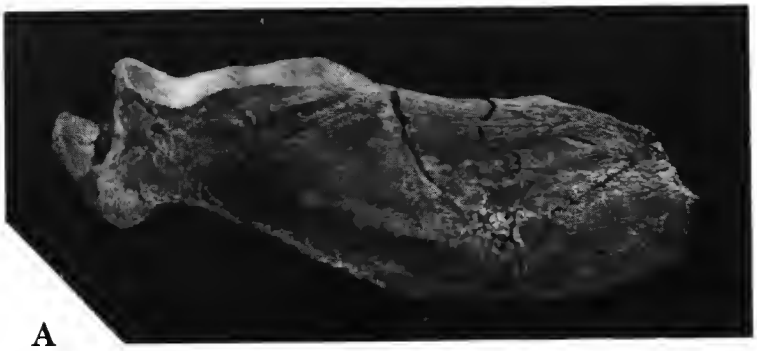


PLANCHE II

PLANCHE III

Plourdosteus canadensis (Woodward, 1892), Frasnien de la Formation d'Escuminac, Québec.

A, B, inférognathal gauche, MHNM 2-564 : A, vue labiale ; B, vue linguale.
C-E, supérognathal gauche, MHNM 2-830 : C, vue labiale ; D, vue antéro-médiale ; E, vue linguale.



0 1

0 1

PLANCHE III

PLANCHE IV

Plourdosteus canadensis (Woodward, 1892), Frasnien de la Formation d'Escuminac, Québec.

A, B, supérognathal antérieur juvénile gauche, MHNM 2-571 : A, vue labiale ; B, vue linguale.
C, D, supérognathal antérieur droit, MHNM 2-550 : C, vue labiale ; D, vue linguale.
E, supérognathal antérieur droit, MHNM 2-564, vue linguale.
F, inférognathal droit, MHNM 2-178, montrant l'empreinte de la partie quadratique du palato-carré.

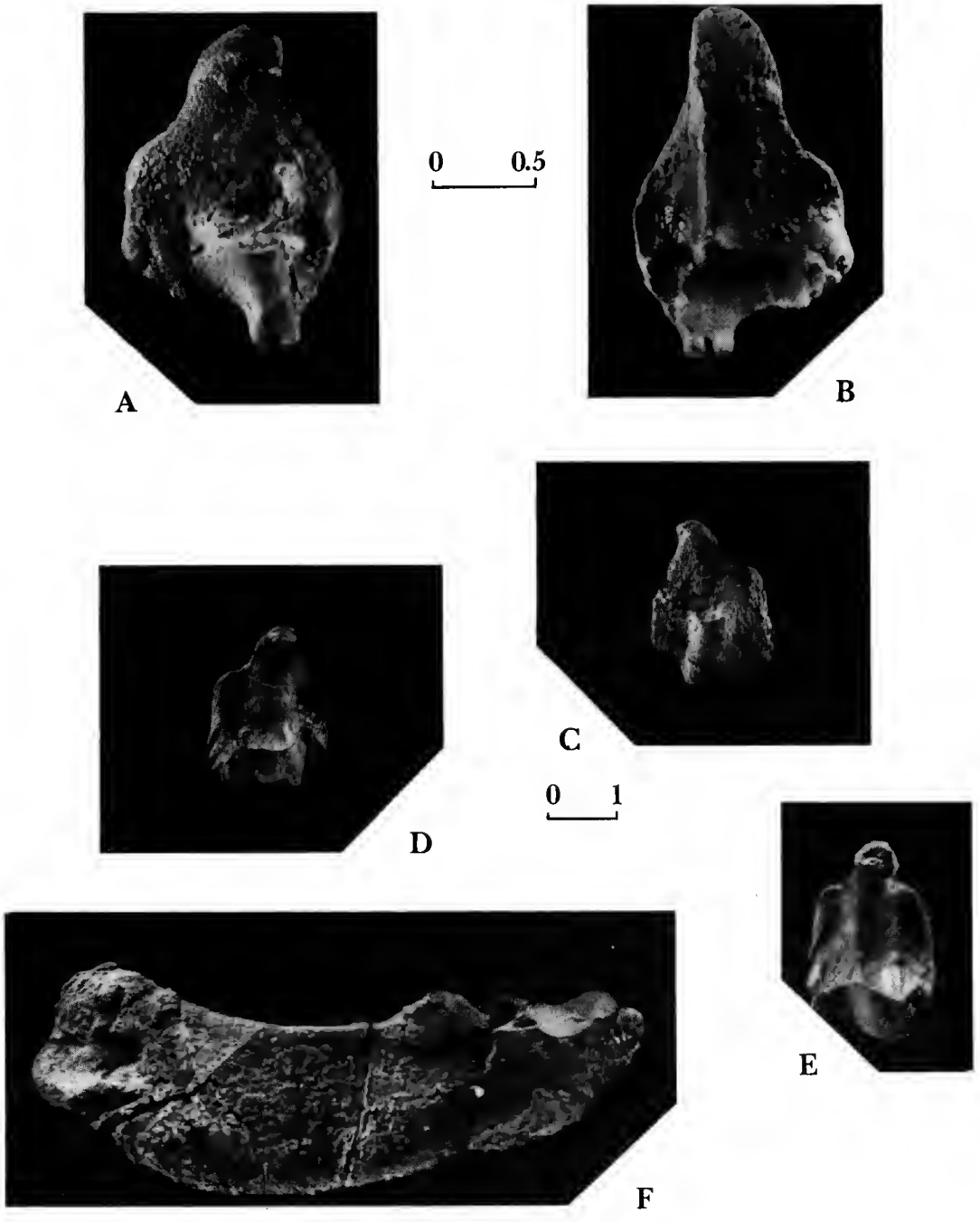


PLANCHE IV

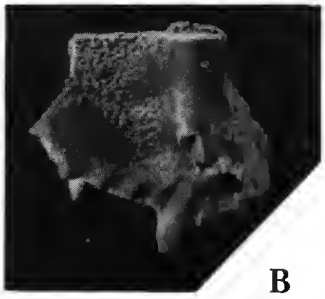
PLANCHE V

Plourdosteus canadensis (Woodward, 1892), Frasnien de la Formation d'Escuminac, Québec.

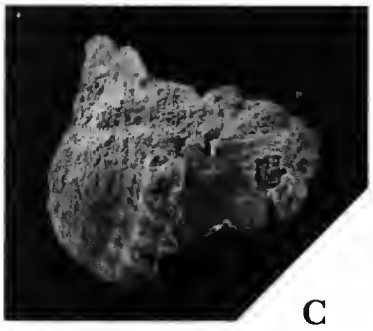
A, B, supérognathal postérieur gauche, MHNM 2-575 : A, vue labiale ; B, vue linguale.
C, D, supérognathal postérieur gauche MHNM 2-830 : C, vue labiale ; D, vue linguale.
E, F, supérognathal postérieur gauche, MHNM 2-564 : E, vue labiale ; F, vue linguale.

A

0 1



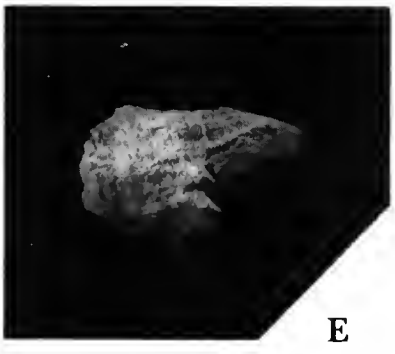
B



C

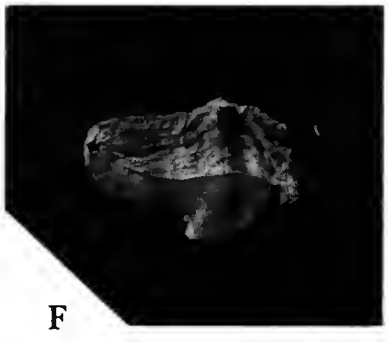
0 1

D



E

0 1



F

PLANCHE V

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **8**, 1986,
section C, n° 3 : 393-409.

About ostariophysan fishes : a reply to S. V. Fink, P. H. Greenwood and W. L. Fink's criticisms

by Mireille GAYET

Résumé. — Suite à la publication d'un article critiquant l'interprétation de nouvelles découvertes d'Ostariophysi fossiles dans le Crétacé du Portugal, d'Israël et de Bolivie, l'auteur concerné confirme ses découvertes et argumente sa position scientifique.

Abstract. — In consequence of the publication of a paper criticizing the interpretation of new discoveries of fossil Ostariophysi in the Cretaceous of Portugal, Israel and Bolivia, the concerned author confirms her discoveries and defends her scientific position.

M. GAYET, *UA 12 du CNRS, Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*

INTRODUCTION

This article is a reply to a paper published by S. FINK, P. H. GREENWOOD & W. L. FINK (1984) in which my preliminary works on Ostariophysi were severely criticized. It was to have been published immediatly following their publication in *Copeia* at the request of the editors of this journal. To this end, it was sent to be printed but was modified without my agreement at the last minute by the editors of *Copeia*. As I refused to accept these unknown modifications without having seen them, my reply was thereby rejected.

I appreciate the opportunity to respond here to the paper in question and to add some new information on my studies about fossil Ostariophysi and on the hypotheses I have already formulated.

First, FINK *et al.*'s paper should have been entitled "A critique of Mireille GAYET's recent work on Ostariophysan fishes", since I am the sole target of the criticisms of this paper, from its first to its last line. Readers should be informed of this at the outset.

FINK *et al.* raise a number of points primarily based on their work with Modern fishes, that do not correlate well with my own studies on fossil fishes. Whether those authors are right or wrong in their criticisms of my works is not the primary question. The central issue is to determine upon which criteria and with which arguments these criticisms can be most useful — which *a priori* would appear to be the scientific purpose for our exchange of ideas. While their criticism of my hypotheses is scientifically appropriate, their doing so before my hypotheses have been completely stated and explained is not totally

justified ! It is unfortunate that FINK *et al.* initiated this debate before examination of all the relevant material (as S. V. FINK and W. L. FINK were informed, this material has been available since 1983) and before publication of my reviews that would have clarified my opinion and answered many of their criticisms on morphological details. However, one author (P. H. GREENWOOD) has seen only a very small part of the material (two fishes out of more than two hundred), while the other two (S. V. FINK and W. L. FINK) have not seen any of the specimens in question. Moreover, they have previously been informed by letter (April 1983 : S. V. FINK and W. L. FINK) or verbally (July 1983 : P. H. GREENWOOD) that a monograph on the anatomy and phylogeny of *Ramallichthys* including additional observations on *Lusitanichthys* was nearly complete. Therefore, their present action is not only premature, but lacks objectivity and fairness. I urge interested readers to review those data as soon as GAYET 1986 and *in press* are available. This report will more fully document the morphological data for my phylogenetic conclusions.

I shall not discuss here all the points raised by FINK *et al.* (1984) ; the reader should refer to my monograph (GAYET, 1986). I will respond only to particular points raised by those authors, and especially to some of their interpretations of my works that are so surprising, that I fail to understand their motives and question their scientific integrity. I do no deny that certain terminological errors can be found in my works ; nevertheless, I would not insult these authors as they did me (1984 : 1039, 1040) by inferring that they do not know fish anatomy, even though errors can be found in their own works. Consequently, I shall not reply to their remarks concerning pelvic bones (p. 1036) or *Parakneria* (p. 1037) which in my works are attribuable to typographical errors.

ABBREVIATIONS

an, neural arch ; *Ant*, antorbital ; *Bocc*, basioccipital ; *c. pl*, pleural rib ; *en*, neural spine ; *Ecpt*, ectopterygoid ; *Enpt*, entopterygoid (= mesopterygoid) ; *Ethm. lat*, lateral ethmoid ; *ethmopal*, ethmopalatine ; *fa. l. mx*, mesethmoid lateral facet for the maxilla ; *Fr*, frontal ; *g. pmx*, mesethmoid groove for the premaxilla ; *Inter*, intercalarium ; *Iorb*, infraorbital ; *Mesth*, mesethmoid ; *Mx*, maxilla ; *Na*, nasal ; *Obs*, orbitosphenoid ; *o. susp*, os suspensorium ; *Pal*, palatine ; *par*, parapophyses ; *Psph*, parasphenoid ; *Rhsph*, rhinosphenoid ; *Scaph*, scaphium ; *Sn*, supraneural ; *Trip*, tripus ; *Vo*, vomer.

IST, Instituto superior técnico (Lisboa, Portugal).

DISCUSSION

I. REMARKS CONCERNING ANATOMY

LUSITANICHTHYS

1. Weberian apparatus

FINK *et al.* disagree with my interpretation on the Weberian apparatus which was based on observations that I made on a large number of specimens (about 150), although I did

figure only one of these which I deemed to be most characteristic, but which did not show all of the features noted in my discussion. The remark made by the authors (FINK *et al.*, 1984 : 1033) that the "information on (the other parts of the fish) was derived by GAYET from specimens other than those from which the vertebral information was gleaned" is unfounded. When I described part of the body of *Lusitanichthys*, I was sure that in this specimen the anteriormost vertebrae were modified just as I inferred them to be in the holotype, but clearly, some of the features I noted were well seen only in some specimens, while the other features were well seen only in others. This fact is a reality of dealing with fossil materials in which all features are rarely seen clearly in any single specimen. Upon reexamination of the material, I retain my interpretation.

The bony part that I have named "intercalarium" does not consist largely of the centrum and is certainly not a part of the first one. I do not understand how GREENWOOD can write (FINK *et al.*, 1984 : 1034) that "what appears to be the dorsal tip of the cleithrum (or a broken part of a rib) partially overlies the area of interest", when in 1981, following his personal observation of only one of the specimens that I had published, he sent me a sketch, which shows the cleithrum and the ribs ("ceph. ribs ?") situated distinctly below the "intercalarium" and even below the vertebral column. In this point we were clearly in agreement.

I do not see why "at least part of the element labeled supraneural appears to be an expanded neural arch" (FINK *et al.*, 1984 : 1034). This supraneural (*Sn 2*) is readily observable in other specimens (figs. 1-3) and always presents the same shape. Besides which, it should not be argued "that the supraneurals of *Lusitanichthys* somewhat resemble those of *Chanoides*" as claimed by FINK *et al.*, but rather that, as I had written in my manuscript (sent by *Copeia* to these authors before their paper had been published, despite

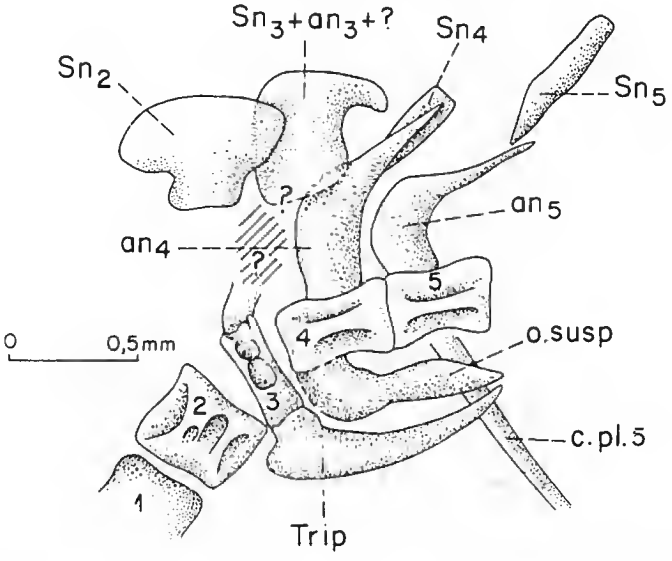


FIG. 1. — Lateral left view of the Weberian apparatus of *Lusitanichthys characiformis* Gayet (specimen n° IST-572).

my refusal), only the second supraneural of *Lusitanichthys* closely resembles supraneural 3 of *Chanoides* observed by PATTERSON (1984 : fig. 13). In any case this latter is not considered as part of an expanded neural arch. Moreover, I have never considered that such a resemblance would provide evidence that *Lusitanichthys* is a Characiform, even though these authors seem to have implied that I gave such a conclusion. (Note also that until 1986 I had never made any written statement about the phylogenetic position of *Chanoides*.)

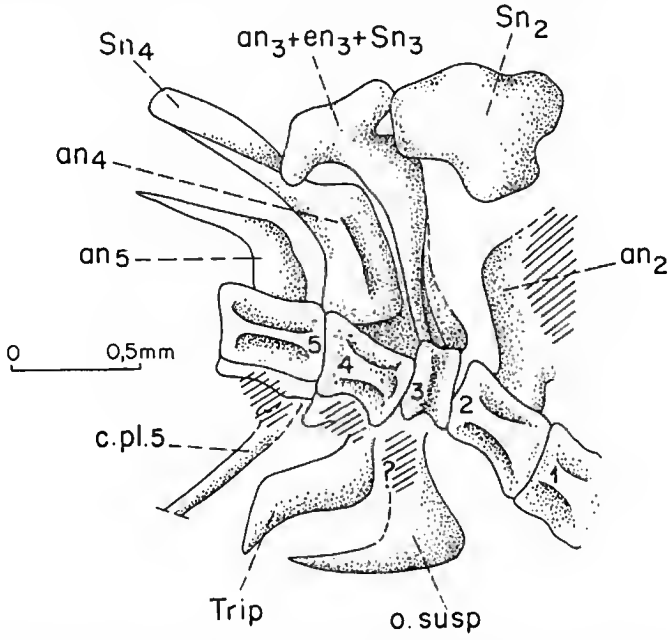


FIG. 2. — Lateral right view of the Weberian apparatus of *Lusitanichthys characiformis* Gayet (specimen n° IST-529).

It is true that the hemal elements (like the neural elements) are not easy to observe, but figure 3 distinctly shows the presence of two structures which, if they are not true tripus and os suspensorium, nevertheless certainly have the morphology and position of such elements. I must inform the readers that figure 11 of GAYET (1981*a*) is not "reconstructed" (FINK *et al.*, 1984 : 1034) but figured exactly as it was in specimen n° 576. The same aplies to the posterior cranial fontanel (*ibid.* : 1034) which was not "reconstructed" by GAYET (1981*a* : fig. 2) but was figured from an original specimen (n° 572).

In conclusion, the modification of the anterior vertebral elements of *Lusitanichthys* is characterized by (observable elements) :

a) a narrow third centrum (as in *Chanoides*) ;

b) dorsally :

— an expanded neural arch on the first vertebra very similar to a scaphium with a lateral posterior notch,

— a neural arch considerably expanded on the second vertebra, resembling an intercalarium (only because of its two anterior and posterior processes),

— a supraneural expanded above this second centrum which would be a second supraneural but which imitates the shape of the third supraneural of *Chanoides*,

— a hammer-shaped element composed apparently of the 3rd neural arch + the 3rd neural spine + the 3rd supraneural and articulated to the 3rd retracted centrum,

— a 4th supraneural situated between the distal extremities of the 4th hemispines, which are not modified ;

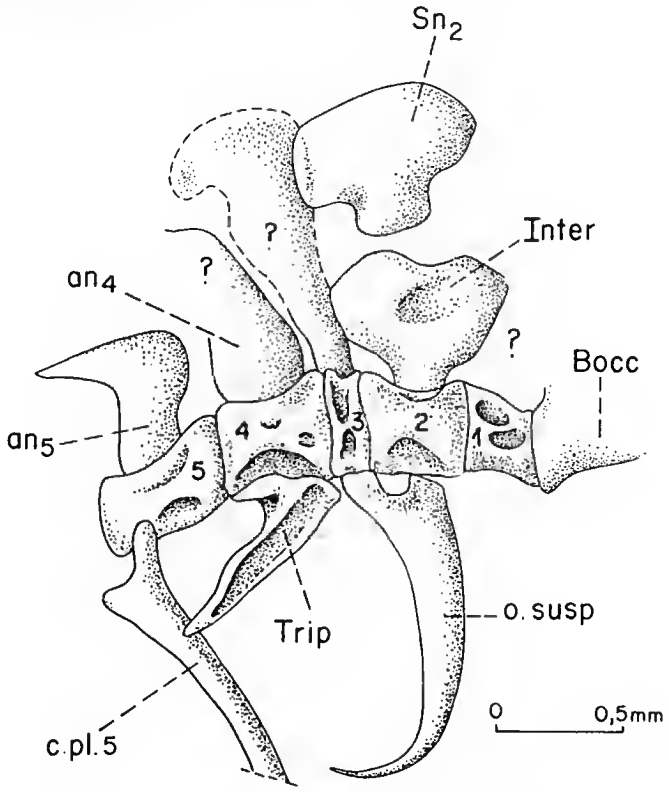


FIG. 3. — Lateral right view of the Weberian apparatus of *Lusitanichthys characiformis* Gayet (specimen n° IST-567).

c) ventrally :

— parapophyses apparently autogenous to the first vertebrae (fig. 4) (which I have not had the opportunity to observe previously),

— an elongated element bent backward with a thin posterior transformator process articulated to the shrunken 3rd centrum and resembling a tripus despite the different proportions of its anterior part (fig. 3),

— a shorter triangular element directed rearwards, composed of two parts : an anterior one with a doubled appearance due to the thickening of its edges (hence the determination " ? ceph. ribs " by GREENWOOD (*written pers. comm.*, 1981)), and a posterior one adherent and probably ankylozed (GAYET & CHARDON, *in press*) to the centrum corresponding to the parapophyse (body aspect different in individual 576) + rib and resembling the os suspensorium.

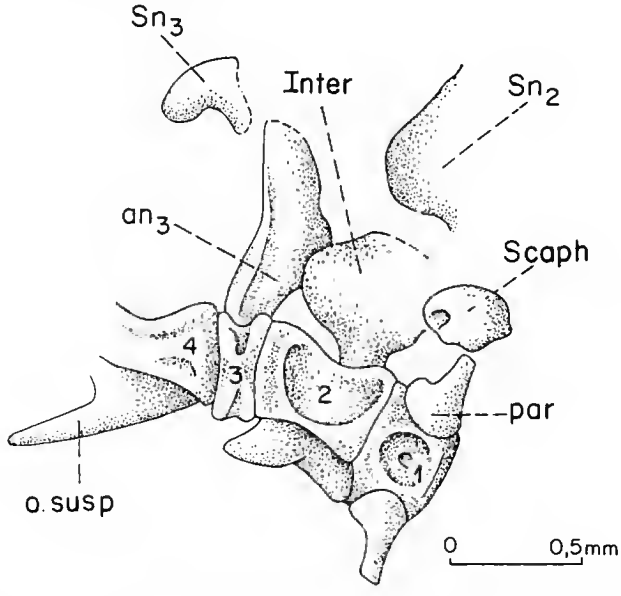


FIG. 4. — Lateral right view of the Weberian apparatus of *Lusitanichthys characiformis* Gayet (specimen n° IST-532).

One might interpret this "modification of hemal and neural elements of anterior vertebrae" as something else, but I persist in considering this to be an "attempt" at a Weberian apparatus. It has been demonstrated (GAYET & CHARDON, *in press*) that such a Weberian apparatus, in spite of its more morphological primitiviness would have worked if we hypothesize that there was a manubrium (not preserved in available fossils) separated from the intercalarium as in *Chanoides* or as in some Otophysan embryos (PATTERSON, 1984 : 442).

2. Rhinosphenoid

Just because it is not apparent in the published photos, does not mean that the rhinosphenoid does not exist. If FINK *et al.* had observed specimens and not just looked at my published photos, they would not have written such an erroneous statement. Whether this bone is a specialized or a primitive structure is irrelevant to the fact that a median bone situated at the rear of the lateral ethmoids is present (fig. 5).

The epioccipital bridge is more difficult to observe and has been seen only in one specimen.

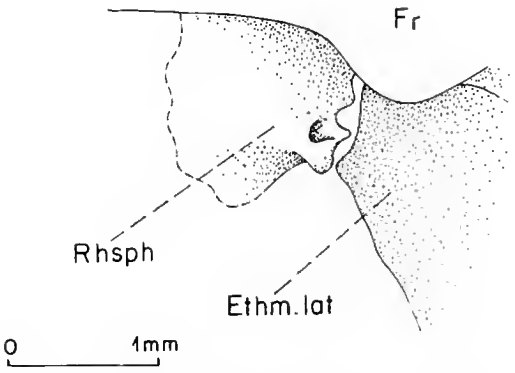


FIG. 5. — Lateral right view of the anterior part of the orbit of *Lusitanichthys characiformis* Gayet (specimen n° IST-532).

3. Characteristics cited by FINK *et al.* as excluding *Lusitanichthys* from the Characiforms and even from the Ostariophysi

a) Presence of an antero-lateral articulated facet on the mesethmoid for the maxilla : given that the jaw is generally displaced and not always observable in anatomical position, this facet clearly corresponds in fact to the articulation of the premaxilla.

Dissection of some new material of *Lusitanichthys* has revealed that the maxillary has three processes (fig. 6) : a median process meets its bilateral counterpart directly or indirectly by ligaments ; an antero-lateral process more developed and round ; a smaller postero-lateral process.

Between these three processes and the mesethmoid is a small tubular bone, probably an ethmo-palatine, which is just a little longer than broad.

The premaxillary has a well developed ascending process and always lies parallel to the maxillary.

I believe that this ascending process of the premaxillary would have fitted into the cavity of the mesethmoid while the maxillary should be articulated to the mesethmoid with its antero-dorsal process and to the palatine with the small ossified pre-ethmoid.

Note that the *Lusitanichthys* mesethmoid looks like that in *Chanoides* (Patterson, 1984) which also shows a facet [*contra* FINK *et al.* (1984 : 1035), who wrote " Known ostariophysans lack such a facet... "]. The systematic position of *Chanoides* within the Ostariophysi is not questioned because of this character. Then, *contra* FINK *et al.* (1984 : 1035), this character does not allow us to reject *Lusitanichthys* from the Ostariophysi.

b) Dermopalatine : This concerns a naming error on my part, which has already been corrected (GAYET, 1986). The bone in question is a palatine and not a dermopalatin.

c) Presence of two supramaxillae : In 1981, FINK & FINK considered that no supramaxilla was present in the Ostariophysi. They pointed out exceptions (p. 322) but considered them to be a character reversal. Now (1984), they seem to disagree with their previous position because *Chanoides*, a fossil with one supramaxilla, is identified as the plesio-

morphic sister group of the Otophysi (PATTERSON, 1984), which belongs to the Ostariophysi. I have never been convinced that the loss of the supramaxillae is a synapomorphy either of the Ostariophysi or of the Otophysi ; I believe that this loss represents a trend within that group which has been achieved independently in each lineage at different stages.

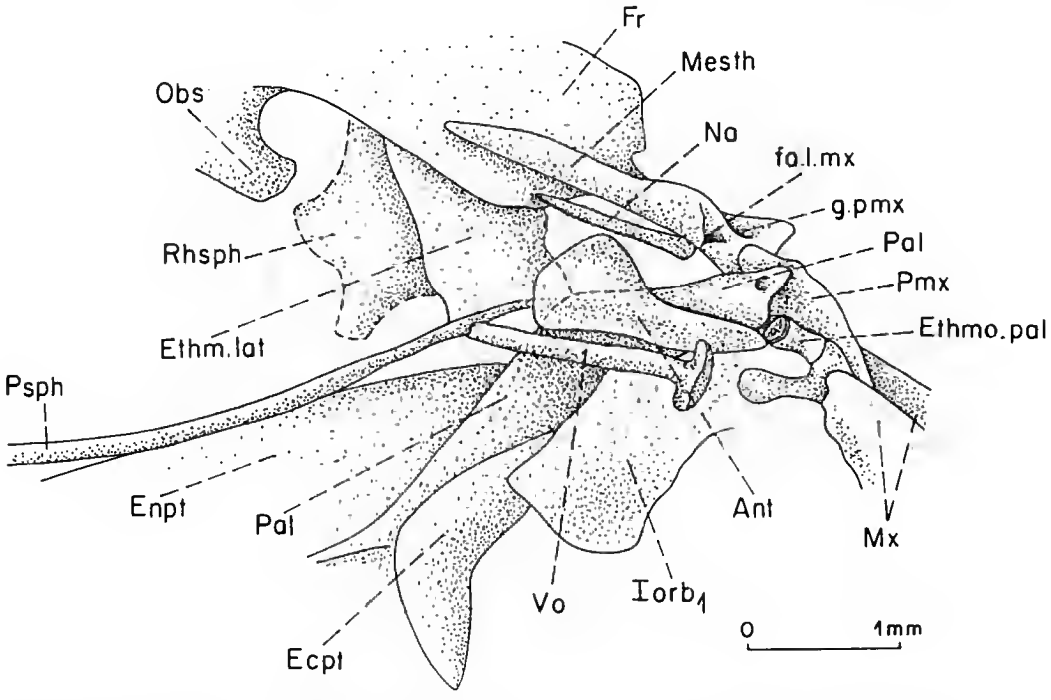


FIG. 6. — Lateral right view of the anterior part of the head of *Lusitanichthys characiformis* Gayet (specimen n° 556).

d) *Lusitanichthys* has a deep mandible whereas the Otophysi would all have a shallow mandible (FINK *et al.*, 1984 : 1035). Note however that the mandible of *Triportheus angulatus*, for example, is only 1.5 times longer than it is high, as compared to 1.7 times in *Lusitanichthys*, and that the mandible of *Chanoides* is 1.8 times longer than it is high. Besides, I wish modified my previous observation of small conical teeth in the anterior part of the mandible. I believe now that the mandible of *Lusitanichthys* is toothless.

e) The primitive nature of multicuspid teeth as considered by FINK *et al.* (1984 : 1035) has already been questioned by other authors (cf. ROBERTS, 1973 : 381).

f) The character of the caudal compound centrum (FINK *et al.*, 1984 : 1035) has already been considered by me as a primitive one for Ostariophysi. Besides this, all the other characters cited by these authors (from GAYET's papers) are effectively primitive... compared with those of the living forms. But what about comparison with the fossil Osta-

riophysi such as *Chanoides, Eurocharax* [characiform from the Eocene of France (GAUDANT, 1979, 1980)], or *Salminops* [a tiue characiform from the Cenomanian of Portugal (GAYET, 1985*a*, 1985*b*)] ?

In conclusion, instead of accepting "either substantial reversal in *Lusitanichthys* or massive convergence among other ostariophysan lineages", FINK *et al.* believe "an alternative more in conformity with available evidence, is that *Lusitanichthys* is neither a characiform nor a member of the Otophysi as currently delineated", but these authors recognize that "in those specimens in which the details of the anterior vertebral region are most visible, there is some ... possibly otophysan features". It is evident that there are several complete specimens not observed by FINK *et al.*, with visible anterior vertebral region and where the other characters exist. Perhaps *Lusitanichthys* is neither a characiform nor an Otophysi, but this statement is irrelevant to the fact that a functional Weberian apparatus did exist, even if it was not similar to the living ones. Perhaps also, the Otophysan lineage is not well delineated. I must point out that until 1986 I never doubted the monophyly of Gonorhynchiformes, Cypriniformes and Characiformes (*contra* FINK *et al.*, 1984 : 1033).

RAMALLICHTHYS

I repeat here that I will not discuss all the points raised by FINK *et al.* about this genus. All the characters of *Ramallichthys* will be described in detail and analyzed in my monograph (GAYET, 1986).

1. FINK *et al.* could admit that if I wrote that there is no adipose fin in *Ramallichthys*, it is of course, because the "matrix is sufficiently fine to show such details as the presence of soft parts" (p. 1036).

2. Weberian apparatus

a) I agree that there is no proof that the 4th supraneural is incorporated into the 3rd in the cypriniforms, nor in other Otophysi, but my observations on fossil individuals allow me to suggest the following :

— the 4th supraneural simply vanishes in the cypriniforms, although why, when or how has yet to be explained.

— I hypothesize that the 4th supraneural disappears by fusing with the 3rd (as a consequence looks larger) a process which seems to be "in progress" in *Ramallichthys* (which has never considered to be a cypriniform !).

b) The palatino-entopterygoid (= mesopterygoid of FINK *et al.*) articulation : my interpretation of the articulation between the palatine and the mesopterygoid (= entopterygoid) appears to FINK *et al.* to be based on a misunderstanding of the situation in cypriniforms. Fortunately, they can explain to me that in cypriniforms "the articulation is with a concave

facet on the anteromedial face of the mesopterygoid ". But what exactly is the difference between their sentence and mine since I wrote "une facette concave de l'entoptérygoïde" (GAYET, 1982*d* : 47)? As the authors so clearly say (p. 1037), this concave facet is "not visible in Fig. 9 of *Opsariichthys*" (FINK & FINK, 1981), but the presence of such an articulation could have been labeled on the figure. It was exactly what I did. In another respect, I never spoke about a "notch" ; where have the authors read this word ("encoche")?

c) I agree that the character "reduction of the anterior part of the ectopterygoid" can be ambiguous with respect to the phylogenetic relationships of *Ramallichthys*, since this feature appears in cypriniforms and in non-Chanoidei. I am pleased with this remark (FINK *et al.*, 1984 : 1037) because it agrees with my own ideas, but why did FINK & FINK (1981 : 319, character 25) considered this character as a synapomorphy of the cypriniforms? It seems counter to this present views.

d) I accept the fact that two of the authors (S. V. FINK and W. L. FINK) have changed their own views about a cypriniform character, but they should have the courage to admit it. Contrary to what they state in their paper (1984 : 1040), it is not only the character "tight articulation on the (pre-ethmoids) between the ethmoids and the vomer" that they used in 1981, but more explicitly the "presence" or the "absence" of this pre-ethmoid, as is shown in the following lines : "In *Chanos*, many characiforms and some other teleosts ... a probably homologous cartilaginous or ossified body is **present** between the palatine, maxilla and ethmoid. No such bodies appear to be **present** in siluriforms ; further investigation may show this **absence** to be a synapomorphy of siluriforms" (1981 : 312) (emphasis mine). I agree with them about the tight articulation of the pre-ethmoid of the cypriniforms.

e) The problem of the metapterygoid-quadrate fenestra will be studied in detail in my monograph. It should only be noted that FINK *et al.* (1984 : 1040) appear to credit me with the idea that the appearance of this fenestra within the cypriniforms is a synapomorphy of this order. I have never believed nor stated that. I wrote (1982*c* : 44) that this character probably appeared independently in each of the lineages and I consider that it has no phylogenetic significance. In any case, as far as I know, nobody knows exactly what the functional meaning of such a fenestra.

f) Axial caudal skeleton. If the character "development of complex caudal centrum (= terminal centrum) to which hypural 2 is fused" is to be found, as the authors say (FINK *et al.*, 1984 : 1037), in gonorhynchiforms (i.e. *Gonorhynchus, Charitosomus, Cromeria* and *Grasseichthys*), and is therefore worthless for the purpose of assigning *Ramallichthys* to the cypriniforms (or to the otophysans), why did FINK & FINK (1981 : 302, 339, character 110) consider it to be a synapomorphy of the Otophysi?

g) Phylogeny : At first sight, FINK *et al.* have not understand the meaning of GAYET 1982*c* 's paper. I wanted to show, with a minimum of details and explanations (because they are included in a monograph on the same subject) that the characters noted by FINK & FINK (1981) such as reduction of ectopterygoid and caudal complex centrum..., present in *Ramallichthys*, are also found in cypriniforms **and** in gonorhynchiforms, and for the most part are never found in other Ostariophysi. It is for this reason that I am pleased that the

authors (FINK *et al.*) do not know how to interprete fig. 12 of GAYET (1982*c*) for such was indeed my purpose. The construction of several distinct cladograms showing different possible phylogenies and a discussion of them could not be done in that limited article. The only thing that concerned me was to raise the question of the problematical phylogenetic position of *Ramallichthys* prior to a more detailed account of that genus. My discussion of the phylogenetic relationships of this genus in that article was preliminary.

MOLINICHTHYS

GREENWOOD examined the holotype of *Molinichthys* in July 1982, before I wrote my paper (1982*b*). I am astonished that he should be uncertain as to its belonging to Teleosts. At that time, I understood that he considered this specimen as an unquestionable cypriniform pharyngeal bone and we then discussed the presence of the 3rd row of teeth.

I am surprised that FINK *et al.* wrote about "three rows or projections and fossae which were interpreted as teeth and tooth bases" (1984 : 1038). They may be unconvinced that fossae never belong to teeth, but I don't understand their suspiscion about the complete teeth (GAYET, 1982*b* : fig. 1). In another respect, I am not sure now about the reality of this 3rd row of teeth. A fragment of another pharyngeal bone seems to have only two rows of teeth and I am expecting further discoveries before deciding definitively.

1. I maintain that the angle between the two branches of the pharyngeal bone in the Cyprinidae is less (about 90°) than in the Catostomidae (about 110°) and not as appears in figure 2B of my paper (GAYET, 1982*b*) an artefact because of the position of the views. Additionally, in the Cyprinidae, the median plate exaggerates the right angle at the meeting of the two branches ; FINK *et al.* say exactly the same when they write "the curve is smoother" (1984 : 1038).

2. I have reconstructed an upper branch of the pharyngeal bone in dotted outline, because a break behind the teeth shows that something else obviously existed. There is no proof that the central plate with the crypts marks the end of the pharyngeal bone. On the contrary, the position of the crypts on the anterior part of the plate in *Catostomus* does not involve the termination of the plate.

3. I have committed an error with *Molinichthys*, by being unwilling to clutter the literature with new higher rank taxa. That is why I have provisionally included it in the Cyprinidae by enlarging the diagnosis of that family. A better (?) solution might have been to leave this genus as "order and family *incertae sedis*".

II. REMARKS CONCERNING BIOGEOGRAPHY

I did not state in 1981 nor in 1982 that marine forms of pre-characiforms dispersed independently into South America, Africa and Europe, giving rise to separate lines of Cha-

racidae. I simply hypothesized that the first characiforms existed in Mesogea and gave rise to one family which penetrated each of the continents. This does not require a multiple origin of the Characidae which is clearly a monophyletic group.

It is possible that my biogeographical hypotheses require the most complex phylogenetic hypothesis for the Ostariophysans yet devised, but nothing is proved that the simplest way is the only true one. In fact, the phylogenetic hypothesis seems complex because until now no-one has accepted the simple idea that, perhaps, the Weberian apparatus appeared more than once.

I am not guilty of using "the discredited practice of assuming the location of the oldest available fossil to be the center of origin and dispersal for a group" (FINK *et al.*, 1984 : 1939). Thus, I have never put forward the hypothesis that the siluriforms originated in South America, even though this continent has the most ancient known representatives of this order. I think that south-american siluriforms are still far from representating the basal stock of this group. On the contrary I think that the oldest cypriniforms and characiforms known until 1986 represent or approximate the basal stocks for their respective groups.

III. REMARKS RELATIVE TO THE CONCLUSIONS OF FINK *et al.*

I have been accused of using the "outmoded practice of working exclusively with fossil material" (FINK *et al.*, 1984 : 1039) and hence of my "(ignorance and indeed discount of the information available from comparative anatomy)" (FINK *et al.*, 1984 : 1039) and I am furthermore accused of committing the gross error of using contemporary forms for reconstructing my fossils (1984 : 1039)! Make up your minds, you contradict yourselves!

When FINK *et al.* (1984 : 1039) indicate that it is perhaps not surprising that my work about *Ramallichthys*, which came after the work of two of them (FINK & FINK, 1981) in which they give a different interpretation of the primitive otophysan morphotype, led me to propose a reconstruction resembling cypriniforms, they forget three points :

1. I discovered *Ramallichthys* before 1981 and brought attention to the problems posea by the Israeli genus, concerning cypriniforms and gonorhynchiforms (GAYET, SVP, June 1981) before the publication of FINK & FINK's paper (1981). It is obvious that even if FINK & FINK had never proposed a new hypothesis about interrelationships of Ostariophysi, *Ramallichthys* would never have been considered as a characiform.

2. I still consider *Lusitanichthys* to be a pre-characiform type, and in this regard I disagree with FINK & FINK (1981). This genus will never be considered as a cypriniform although this order is considered by FINK & FINK as the plesiomorphic sister group of the other Otophysi.

3. Each of us working on Ostariophysi relationships have our individual ideas which are not totally compatible. FINK & FINK's views are not the only ones in existence and their competence at arriving at their views is certainly not any greater than that of other contemporary workers and a sentence such us the following clearly seems significant : "We think it's unnecessary to discuss these previous hypothesis in detail, since all were based on phylogenetic hypothesis which we reject" (FINK & FINK, 1981 : 347).

At least, I do not consider contemporary cypriniforms to be descendants of contemporary characiforms or *vice versa*. I simply wanted to present the following problem : which out of the cypriniform or characiform lines, including fossils, is the plesiomorphic sister-group of the other? I had thought that we understood each other sufficiently not to have to stop at mere words and go beyond their strict meaning.

Conclusions

In reply to the paper on Fink *et al.* (1984) (and publications of several other neontologists who work in a similar way), I wish to restate the following points : they seem to consider that their cladogram, based mostly on living forms, represents as the only truth and they afterwards deduce the geographic and temporal origin of the group considered, going so far as to deny paleontological discoveries if they contradict conclusions based on neontological data.

1. Let us consider for example, the cladogram made by Fink & Fink (1981 : 302) on the Ostariophysi. The study is based on an impressive number of characters (127) so much so as to make one wonder if we are not confronted with a "numerical taxonomy with oriented characters"? (de Muizon, 1984). What is the real worth of these characters? Let us take the separation of the Otophysi based on 14 synapomorphies (characters 30, 59, 60, 66, 69, 78, 81, 85, 88, 102, 110, 114, 123 and 126) ; Fink *et al.* reproached me for failing to consider them as presenting evidence for placing the cypriniforms in the Otophysi rather than with the gonorhynchiforms, then :

— Character 30 (x-shaped enchondral part of the metapterygoid) associated with the presence of a quadrate-metapterygoid fenestra) is questioned by many other authors (Gosline, 1973 ; Roberts, 1973 ; Howes, 1980 ; Sawada, 1982) as a synapomorphy of Otophysi.

— Characters 59 to 88 all concern the Weberian apparatus. But since these authors refuse to consider an hypothesis of multiple origins of this apparatus, it would seem more appropriate to consider it as one character. Additionally, their arguments involve circular logic. It is the single origin of this character complex that shows the monophyly of the group.

— Character 102 (anteriorly bifurcated pelvic bones) is debatable since it does not occur in many characiforms, and no comparison can be made with the Gymnotoidea which have no pelvic bone.

— Character 110 (terminal centrum) is also present in the gonorhynchiforms (cf. this article p. 402).

— Character 114 (fusion of hypural 2 to this centrum). We have seen (p. 402) that this character is refuted by Fink *et al.* themselves (1984 : 1037).

— Character 123 (olfactory lobes and channels) is absent in most characiforms and in gymnotoids (the authors then regard the state of these olfactory lobes and channels as analogous (but not homologous) to the ancestral state, but present no argument to this effect).

— Finally, character 126 (unpaired sinus) seems associated with the Weberian apparatus and if so is part of a character complex.

Consequently, their cladogram depends entirely, as far as the Otophysi are concerned, on the primitive presence of a Weberian apparatus identical to that of the living forms, hence only one character and not 14. No suggestion has yet been given from a functional point of view for the appearance of this apparatus and FINK & FINK have never proposed it to represent a functional adaptation. Certains authors, like HECHT (1976) and SZALAY (1981) believe that one should always try to situate a character whenever possible, inside a functional complex and all I have done is to propose the hypothesis that this apparatus could have appeared several times, in reponse to a functional demand. This hypothesis is based on the following facts : the Weberian apparatus has apparently the same function in differents groups ; it presents slight differences of structure depending on the group considered (particularly that of the siluriforms) ; it is different in ancient fossil forms with apparently independant appearances of the different structures that compose it.

I do not yet pronounce the cladogram presented by FINK & FINK as erroneous, but I want to point out the weakness of its foundations, not only relative to palaeontology, because my fossils do not enter into the scheme (FINK *et al.*, 1984 ; PATTERSON, 1984) but because certain characters used to construct it are of dubious value.

2. The second criticism I make to neontologists is to deduce ecological, geographical and/or temporal origin of a group and its evolution from a phylogeny based only on contemporary forms. I find this practice extremely dangerous and often erroneous. Here are a few examples :

a) Problem of the siluriforms : FINK & FINK (1981 : 347) have deduced from their phylogeny of the Ostariophysi that, "siluroids cannot be as old as characiforms or cypriniforms". But, a true Weberian apparatus in cypriniforms and in characiforms seems in fact to exist only in the Tertiary. We have seen the problems raised by the forms of the Upper Cretaceous ; clearly at this time (in the present state of knowledge) the Weberian apparatus was as yet incompletely formed in these two orders, or else these two orders did not exist as such. In contrast, the most ancient siluriforms known, coming from the Maastrichtian of Bolivia, are true siluriforms and already show a Weberian apparatus typical of this group, with fusion of two or three centrae (personal observations). Until now, palaeontology therefore suggest an earlier appearance of the siluriforms than that of the cypriniforms and characiforms. It is true that palaeontological informations are incomplete but nevertheless paleontological discoveries give us valid information about biological events.

b) Lepisosteidae : WILEY (1976 : 99) studying the distribution of gars by the vicariance method, concludes : "the biogeographic model presented here predicts that *Lepisosteus*-gars will be found in the fossil fauna of Africa, and that the vicariant sister-group of gars may be found among the fossil fauna of South America". However, there is evidence that occurred in the Maastrichtian of Bolivia lepisosteids (vertebrae, teeth and scales) (DE MUIZON *et al.*, 1983, 1984).

c) The environment of *Lusitanichthys* : As a consequence of a preliminary note in which I announced the discovery of an Ostariophysi in a marine environment (1980), D. E. ROSEN wrote to me in this connection (April, 1981) : "I believe however that the deposit (Portugal) is known to be marine-fresh water interfaces, and that the section in which your

specimen was found is a fresh water non-marine facies ". But, it is clear that before announcing a marine environment, I had studied the problem carefully knowing the present distribution (only in fresh water) of this group. This note by ROSEN is in my view a dangerous *a priori* attitude which retards the advancement of science. It certainly deserved a reply (GAYET, 1981*b* and 1985*b*).

Consequently, if the phylogenetic study of contemporary forms and their geographic distribution does not permit one to forecast the date of their appearance, palaeontology can on the contrary, yield a more exact picture of the distribution in time and space of the group considered. The palaeontologist is perfectly conscious that his information is incomplete and that any hypothesis that he might formulate could be refuted as a result of the discovery of other fossils in a place and of an age where they were not expected (and this without an *a priori* approach). Contrary to what seems to prevail in neontology (FINK *et al.*), palaeontology is a school of humility because we are constantly obliged to question ourselves. PATTERSON (1977) has demonstrated the contribution of palaeontology to neontology, not only with the contribution of fossil discoveries but also the presence, among fossil forms, of assemblages of characters that have existed in the past, but no longer exist today. It is such an assemblage of characters among Cretaceous forms that has permitted me to link the Trachichthyidae to the Holocentridae (GAYET, 1982), while ROSEN (1973 : 269) separated these two families on the basis of contemporary forms alone.

In conclusion, I think that problems presented by the phylogeny of Teleosts will find acceptable solutions only when all searchers constructively engage in a scientific manner and take the paleontological data into the same account as they do with the recent forms, even if the scheme of phylogenetic relationships is more complicated.

I differ with FINK *et al.* in the amount of weight that should be placed on fossil versus modern fish studies in determining phylogenies. I hold that a combination of fossil and modern data should have precedence over studies on modern forms in isolation and the comments by FINK *et al.* suggest that we have philosophical differences on this issue. My position is that my new fossil evidences suggest alternate phylogenetic descent for modern fishes such as the Cypriniformes and Characiformes. FINK *et al.* argue that their ideas are the only ones viable. I am confident that in the long run my interpretations will be the ones accepted.

LITERATURE CITED

FINK, S. V., & W. L. FINK, 1981. — Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). *Zool. J. Linn. Soc.*, London, **72** (4) : 297-353.

FINK, S. V., P. H. GREENWOOD & W. L. FINK, 1984. — A critique of recent work on fossil ostariophysan fishes. *Copeia*, New York, 1984 (4) : 1033-1041.

GAUDANT, J. 1979. — Sur la présence de *Characidae* (Poissons téléostéens, *Ostariophysi*) dans les « Calcaires à Bythinies » et les « Sables bleutés » du Var. *Geobios*, Lyon, **12** (3) : 451-457.

— 1980. — *Eurocharax tourainei* nov. gen. nov. sp. (Poisson téléostéen, *Ostariophysi*). Nouveau *Characidae* fossile des « Calcaires à Bythinies » du Var. *Gébios*, Lyon, **13** (5) : 683-703.

GAYET, M., 1980. — Hypothèses sur l'origine des Ostariophysaires. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **290** : 1197-1199.

— 1981*a*. — Contribution à l'étude anatomique et systématique de l'ichthyofaune cénomanienne du Portugal. II — Les Ostariophysaires. *Comunçoes Servs Geol. Port.*, Lisbonne, **67** : 173-190.

— 1981*b*. — Considérations relatives à la paléoécologie du gisement cénomanien de Laveiras (Portugal). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **3**, (C) : 311-315.

— 1982*a*. — Cypriniforme ou Gonorhynchiforme ? *Ramallichthys*, nouveau genre du Cénomanien inférieur de Ramallah (Monts de Judée). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, II, **295** : 405-407.

— 1982*b*. — Cypriniformes Crétacés en Amérique du Sud. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, III, **295** : 1037-1040.

— 1982*c*. — Considérations sur la phylogénie et la paléobiogéographie des Ostariophysaires. *Géobios*, Lyon, Mém. spéc. 6 : 39-52.

— 1982*d*. — Essai de définition des relations phylogénétiques des Holocentroidea nov. et des Trachichthyoidea nov. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **4**, (C) : 21-41.

— 1985*a*. — Rôle de l'évolution de l'appareil de Weber dans la phylogénie des Ostariophysi suggéré par un nouveau Characiforme du Cénomanien supérieur marin du Portugal. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, II, **300** (17) : 895-898.

— 1985*b*. — Contribution à l'étude anatomique et systématique de l'ichthyofaune cénomanienne du Portugal. Troisième partie : Complément à l'étude des Ostariophysaires. *Comun. Servs Geol. Port.*, Lisbonne.

— 1986. — *Ramallichthys* Gayet du Cénomanien inférieur marin de Ramallah (Monts de Judée). Une introduction aux relations phylogénétiques des Ostariophysi. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. C, **51** : 1-81.

GAYET, M., & M. CHARDON, *in press*. — Possible otophysical connections in some fossil and living Ostariophysan fishes. Vth Europ. Congr. Ichthyol., Stockholm 1985.

GOSLINE, W. A., 1973. — Consideration regarding the phylogeny of Cypriniform fishes with special reference to structures associated with feeding. *Copeia*, New York, 1973 : 761-776.

HECHT, M. K., 1976. — Phylogenetic inference and methodology as applied to the vertebrate record. *Evol. Biol.*, **9** : 335-363.

HOWES, G. J., 1980. — The anatomy, phylogeny and classification of bariliine cyprinid fishes. *Bull. Br. Mus. (nat. Hist)*., Zool., London, **37** : 129-198.

MUIZON, Ch. DE, 1984. — Contribution de l'anatomie fonctionnelle à la détermination de la polarité des caractères. *In* E. BUFFETAUT, J. M. MAZIN & E. SALMON (eds), Actes Symp. Paléont. G. Cuvier, Montbéliard : 387-406.

MUIZON, Ch. DE, M. GAYET, A. LAVENU, L. MARSHALL, B. SIGÉ and C. VILLARROEL, 1983. — Late Cretaceous vertebrates, including Mammals, from Tiupampa, South Central Bolivia. *Géobios*, Lyon, **16** : 747-753.

MUIZON, Ch. DE, M. GAYET, A. LAVENU, L. MARSHALL and C. VILLARROEL, 1984. — Observation to the note of MUIZON Ch. DE *et al. Géobios*, Lyon, **17** : 251-252.

PATTERSON, C., 1977. — The contribution of Paleontology to teleostean phylogeny. *In* : M. K. HECHT, P. C. GOODY and B. M. HECHT (eds), Major patterns in vertebrate evolution. New York, Plenum press : 579-643.

— 1984. — *Chanoides*, a marine Eocene otophysan fish (Teleostei, Ostariophysi). *J. Vert. Paleont.*, Lawrence, **4** : 430-456

ROBERTS, T. R., 1973. — Interrelationships of Ostariophysan. *In* : Interrelationships of fishes, P. H. Greenwood, R. S. Miles and C. Patterson (eds). *Zool. J. Linn. Soc.*, New York, **53**, supp. 1 : 373-395.

ROSEN, D. E., 1973. — Interrelationships of higher euteleostean fishes : 399-513. *In* : Interrelationships of fishes, P. H. Greenwood, R. S. Miles and C. Patterson (eds). *J. Linn. Soc.*, Zoology, New York, **53**, supp. 1 : 399-513.

ROSEN, D. E., & P. H. GREENWOOD, 1970. — Origin of the Weberian apparatus and the relationships of the ostariophysan and gonorhynchiform fishes. *Am. Mus. Novit.*, New York, 2428.

SAWADA, Y., 1982. — Phylogeny and zoogeography of the superfamily Cobitoidea (Cyprinoidei, Cypriniformes). *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **28** : 63-223.

SZALAY, 1981. — Functional analysis and the practice of the phylogeny method as reflected by some mammalian studies. *Am. Zool.*, New York, **21** : 37-47.

WILEY, E. O., 1976. — The phylogeny and biogeography of fossil and recent gar (Actinopterygii : Lepisosteidae). *Misc. Publs, Mus. nat. Hist. Univ. Kans.*, Laurence, **64**.

Achevé d'imprimer le 24 décembre 1986.

Le Bulletin du 2e trimestre de l'année 1986 a été diffusé le 23 septembre 1986.

IMPRIMERIE NATIONALE

6 564 003 5

Recommandations aux auteurs

Les articles doivent être adressés directement au Sécrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la première page).

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage (en entier), revue abrégée selon la *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et illustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du Bulletin : 14,5 cm × 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'imprimeur.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935. A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimique. (Format in-4°).

Dernières parutions dans la série C

T. 41 — Gaudant (Mireille). — Recherches sur l'anatomie et la systématique des Cténothrissiformes et des Pattersonichthyiformes (Poissons Téléostéens) du Cénomanien du Liban. 1978, 124 p., 57 fig., 10 pl. h.-t.

T. 42 — Lange-Badré (Brigitte). — Les Créodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Éocène supérieur à l'Oligocène supérieur. 1979, 249 p., 32 fig., 48 gr., 30 pl. h.-t.

T. 43 — Recherches océanographiques dans l'Océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris, 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig., pl.

T. 44 — Gayet (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. 1980, 151 p., fig., 29 pl.

T. 45 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Bivalves du Redonien (Pliocène atlantique de France). Signification stratigraphique et paléobiogéographique. 1981, 175 p., fig., 16 pl.

T. 46 — Fröhlich (François). — Les silicates dans l'environnement pélagique de l'océan Indien au Cénozoïque. 1981, 208 p., fig., pl.

T. 47 — Loreau (Jean-Paul). — Sédiments argonitiques et leur genèse. 1982, 314 p., fig., pl.

T. 48 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Astaridae (Bivalvia) du Redonien (Pliocène atlantique de France). Systématique, biostratigraphie, biogéographie. 1982, 118 p., fig., 16 pl.

T. 49 — Colloque sur le Turonien. (Entretiens du Muséum, Paris, 26-27 octobre 1981.) 1982, 240 p., 61 fig., 8 tabl., 4 pl.

T. 50 — Rouchy (Jean-Marie). — La genèse des évaporites messiniennes de Méditerranée. 1982, 267 p. 72 fig., 18 pl.

T. 51. — Gayet (Mireille). — *Ramallichthys* Gayet du Cénomanien inférieur marin de Ramallah (Judée). Une introduction aux relations phylogénétiques des Ostariophysi. 1986, 119 p., 53 fig.

Ouvrages disponibles au Service de vente des Publications du Muséum,
38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.